

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FACULTAD DE FILOSOFÍA, LETRAS Y CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
INSTITUTO SUPERIOR DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *BOTHROCOPHIAS*
(SERPENTES: VIPERIDAE: CROTALINAE), MEDIANTE
MODELAMIENTOS DE NICHOS ECOLÓGICOS

Informe del Proyecto de Áreas de Formación Profesional presentado como requisito parcial para optar por el Grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas y Ambientales

Autor:

Jorge Esteban Vaca Guerrero

C.C. 171457970-1

Tutor Metodológico:

Dr. Oswaldo Haro, MSc.

Quito, Septiembre, 2012

*A mis abuelos, Luis H. Guerrero Cerón y Lidia M. Sáenz,
... mi eterna inspiración.*

AGRADECIMIENTOS

Por su total apoyo, apertura y guía a lo largo de mi incursión en la Ciencias de la Vida y en especial en esta Investigación, extendo mi sincera gratitud a Pablo Menéndez-Guerrero, M.Sc., primo, maestro y amigo.

Al Doctor Luis Albuja, M.Sc., Director del Instituto de Ciencias Biológicas de la Escuela Politécnica Nacional (EPN), y de manera especial a Anita Almendáriz, M.Sc., Curadora del Departamento de Herpetología EPN, agradezco por su valiosa colaboración y por permitir el acceso a la Colección de Referencia EPN y su respectiva Base de Datos, en referencia al taxón en estudio.

Agradezco a Omar Torres-Carvajal Ph.D., Curador de la Sección de Reptiles del Museo de Zoología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (QCAZ), por permitir el acceso a la Colección de Referencia QCAZ y su respectiva Base de Datos, en referencia al género *Bothrocophias*.

Agradezco de igual forma a Mario Yáñez-Muñoz, MSc., Curador de la Sección de Herpetología del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales (MECN); por sus valiosos comentarios, y por permitir el acceso a la Colección de Referencia MECN y su respectiva Base de Datos, en referencia a las especies del género *Bothrocophias*.

De igual manera, agradezco a María Elena Barragán, M.Sc., Presidenta de la Fundación Herpetológica Gustavo Orcés (FHGO), y en forma muy especial al Lcdo. Jorge Valencia, Curador de la Colección de Referencia FHGO, y gran amigo, por todo su apoyo, respaldo y colaboración, y por permitir el acceso a la Colección de Referencia FHGO y su respectiva Base de Datos, en referencia al taxón en estudio.

Agradezco sobremanera el valioso aporte y los oportunos comentarios sobre los Modelos de Nicho Ecológico de las especies del género *Bothrocophias* generados en esta Investigación,

otorgados por el Doctor Gilson Rivas Fuenmayor, en el territorio Venezolano; por el Doctor Pablo J. Venegas, en el territorio Peruano; y en el territorio Boliviano, otorgados por los Doctores Dirk Embert, Ph.D., y Michael Harvey, Ph.D.

Por la amable y oportuna respuesta cuando solicité la información de las bases de datos en referencia al taxón en estudio, extendiendo mis agradecimientos al Doctor Ivan Ineich, Ph.D., Responsable de las Colecciones de Lagartijas, Serpientes y Amphisbaenas del Museo Nacional de Historia Natural de Francia (MNHN); al Lcdo. Ernesto Arbeláez-Ortiz, Director del Bioparque Amaru; al Doctor Dirk Embert, Ph.D., Coordinador de Proyectos de la Fundación Amigos de la Naturaleza; al Doctor Santiago Ayerbe González, Director del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca.

A Linda Ford Ph.D., Directora de Operaciones de las Colecciones del Museo de Zoología Comparada de la Universidad de Harvard (MCZ), agradezco por la amabilidad en permitir fotografiar tres especímenes del género *Bothrocophias* pertenecientes a la Colección de Referencia de Reptiles MCZ, y a la Lcda. Gabriela Arévalo-Serrano por su gentileza en fotografiar dichos individuos para una posterior revisión taxonómica.

Un aporte de innumerable relevancia en el desarrollo de esta Investigación se constituye en la bibliografía obtenida gracias a la cortesía de Ignacio de la Riva de la Viña, Michael E. Harvey, Pablo Menéndez-Guerrero, Diego Cisneros-Heredia, David Salazar-Valenzuela, Gabriela Arévalo-Serrano, Melissa Wooley, Diego Alvarado, Jorge Valencia, Vladimir Carvajal, Paola Carrasco, Mario Yáñez-Muñoz.

Por sus oportunos comentarios sobre esta Investigación, agradezco al Doctor Oswaldo Haro, M.Sc., Tutor Metodológico, y al Doctor Nelson Gallo, M.Sc., quien fuere el Director de Tesis durante el desarrollo de la misma.

Agradezco a Sandy Haire, Giovanny Vaca, y Pablo Mejía-Maldonado M.Sc., por sus comentarios y colaboración en la traducción del resumen al idioma Inglés.

A Cris y Maria, mis padres, agradezco infinitamente por todo su apoyo, dedicación e impulso a lo largo de mi vida y mi carrera, pero sobretodo agradezco por el inmensurable amor que

me han brindado en cada uno de mis pasos, durante mis aciertos y mis derrotas, durante mis sonrisas, y con mayor tesón durante mis horas tristes. A Ustedes, padres, agradezco mi vida, y dedico la esencia de mi existencia.

A Cristian, Giovanny, Marco y Marthy, agradezco por todo su cariño, comprensión y apoyo, pero sobre todo por el ejemplo de fortaleza, sabiduría y sinceridad, que he logrado asimilar a través de los años, y hoy son los pilares de mi formación.


Finalmente, me lleno de alegría al expresar mi gratitud por la gran amistad y cariño que he encontrado a lo largo de mi vida, en aquellas personas que me han acompañado día a día, brindándolo todo sin pedir nada a cambio, mis amigos: Daniel G., Patricio M, JuanC G., Edison C., David L, David H., Gaby A., José D., Danny R., Caro E., Mau y Nick, a todos ustedes, gracias siempre.

AUTORIZACIÓN DE LA AUTORÍA INTELECTUAL

Yo, Jorge Esteban Vaca Guerrero en calidad de autor del trabajo de tesis realizada sobre “BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *BOTHROCOPHIAS* (SERPENTES: VIPERIDAE: CROTALINAE), MEDIANTE MODELAMIENTOS DE NICHOS ECOLÓGICOS”, por la presente autorizo a la UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR, hacer uso de todos los contenidos que me pertenecen o de parte de los que contiene esta obra, con fines estrictamente académicos o de investigación.

Los derechos que como autor me corresponden, con excepción de la presente autorización, seguirán vigentes a mi favor, de conformidad con lo establecido en los artículos 5, 6, 8; 19 y demás pertenecientes a la Ley de Propiedad Intelectual y su Reglamento.

Quito, a 22 de Septiembre de 2012.



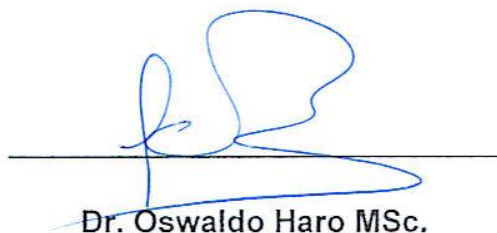
Jorge Esteban Vaca Guerrero

C.C. 171457970-1

ACEPTACIÓN DEL TUTOR

En mi calidad de Tutor del Proyecto de Áreas de Formación Profesional presentado por el Sr. Jorge Esteban Vaca Guerrero, para optar por el Grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas y Ambientales; cuyo Título es: “Biogeografía del Género *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae), mediante Modelamientos de Nicho Ecológico”, considero que dicho trabajo reúne los requisitos y méritos suficientes para ser sometido a la presentación pública y evaluación por parte del tribunal examinador que se designe.

En la ciudad de Quito, a los 8 días del mes de Septiembre de 2012



Dr. Oswaldo Haro MSc.

C.C. 170826076-3

ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
AUTORIZACIÓN DE LA AUTORÍA INTELECTUAL	vi
ACEPTACIÓN DEL TUTOR	vii
ÍNDICE DE CONTENIDOS	viii
ÍNDICE DE ANEXOS	x
ÍNDICE DE TABLAS	xi
ÍNDICE DE FIGURAS.....	xii
RESUMEN	xvii
ABSTRACT.....	xviii
INTRODUCCIÓN	1
CAPÍTULO I	3
EL PROBLEMA.....	3
Planteamiento del Problema.....	3
Formulación del Problema.....	4
Preguntas Directrices	4
Objetivos	5
Justificación	6
CAPÍTULO II	7
MARCO TEÓRICO.....	7
Antecedentes del Problema.....	7
Fundamentación Teórica.....	8
Definición de los Términos Básicos	17
Hipótesis	22
CAPÍTULO III.....	24
METODOLOGÍA	24
Diseño de la Investigación	24
Población y Muestra	25
Operacionalización de las Variables	26
Técnicas e Instrumentos de la Recolección de Datos	29

Técnicas para el Procesamiento y Análisis de Datos	30
CAPÍTULO IV	40
RESULTADOS	40
Presentación de Resultados	40
Análisis e Interpretación de Resultados	59
Discusión de Resultados	61
CAPÍTULO V	64
CONCLUSIONES	64
CAPÍTULO VI.....	66
RECOMENDACIONES	66
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	68
ANEXOS	75
TABLAS	84
FIGURAS	90

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Instrumento para la recolección de Información de Especímenes correspondientes a Colecciones de Referencia de Museos de Historia Natural.	76
nexo 2. Instrumento para la identificación taxonómica, fundamentado en la Clave para la Identificación de Serpientes Venenosas del Neotrópico desarrollada por Campbell y Lamar (2004).	77
Anexo 3. Fotografías de las Especies del Género <i>Bothrocophias</i>	78
Anexo 4. LÁMINAS DE RESUMEN: Distribución actual de las serpientes del género <i>Bothrocophias</i>	79

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Principal	26
Tabla 2. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Secundaria o de Trabajo 1.....	27
Tabla 3. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Secundaria o de Trabajo 2.....	28
Tabla 4. Distribución de <i>Bothrocophias campbelli</i> en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.	43
Tabla 5. Distribución de <i>Bothrocophias colombianus</i> en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.	46
Tabla 6. Distribución de <i>Bothrocophias hyoprora</i> en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.....	49
Tabla 7. Datos promedio de las variables utilizadas para definir el espacio ambiental de <i>Bothrocophias microphthalmus</i>	52
Tabla 8. Distribución de <i>Bothrocophias myersi</i> en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.	55
Tabla 9. Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA), de las cinco especies del género <i>Bothrocophias</i> en función de las variables ambientales WorldClim.	85
Tabla 10. Total de la Varianza Acumulada utilizando el método de extracción Análisis Componentes Principales.....	85
Tabla 11. Matriz Rotada de Componentes Principales	86
Tabla 12. Prueba de Efectos Entre-Sujetos, aplicada entre los Factores Principales 1, 2 y 3.....	87
Tabla 13. Análisis de Múltiples Comparaciones entre Especies.....	88

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Errores cometidos durante los modelamientos de distribución de especies.	36
Figura 2. Modelamiento de Nicho Ecológico para la especie <i>Bothrocophias campbelli</i> .	42
Figura 3. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie <i>Bothrocophias colombianus</i> .	45
Figura 4. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie <i>Bothrocophias hyoprora</i> .	48
Figura 5. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie <i>Bothrocophias microphthalmus</i> .	51
Figura 6. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie de litoral <i>Bothrocophias myersi</i> .	54
Figura 7. Resultado del Análisis de Componentes Principales del Espacio Ambiental de las Especies del Género <i>Bothrocophias</i> . CP1 y CP2.	57
Figura 8. Resultados del Análisis de Componentes Principales del Espacio Ambiental de las Especies del Género <i>Bothrocophias</i> . CP1 y CP3.	58
Figura 9. Registros de ocurrencia de las especies del Género <i>Bothrocophias</i> . Puntos Amarillos = <i>Bothrocophias myersi</i> ; Puntos Verdes = <i>B. colombianus</i> ; Puntos Azules = <i>B. campbelli</i> ; Puntos Morados = <i>B. microphthalmus</i> ; Puntos Anaranjados = <i>B. hyoprora</i> ; VEN = Venezuela; COL = Colombia; ECU = Ecuador; PER = Perú; BOL = Bolivia; BRA = Brasil.	91
Figura 10. Registros de ocurrencia de las especies del Género <i>Bothrocophias</i> que habitan ecosistemas Trans-Andinos. Puntos Amarillos = <i>Bothrocophias myersi</i> ; Puntos Verdes = <i>B. colombianus</i> ; Puntos Azules = <i>B. campbelli</i> .	92
Figura 11. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros <i>Bothrocophias myersi</i> está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – <i>Bothrocophias campbelli</i> ; B – <i>Bothrocophias colombianus</i> ; C – <i>Bothrocophias microphthalmus</i> ; D - <i>Bothrocophias hyoprora</i> .	93
Figura 12. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros <i>Bothrocophias myersi</i> está	

representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. 94

Figura 13. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. 95

Figura 14. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 96

Figura 15. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 97

Figura 16. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 98

Figura 17. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*. 99

Figura 18. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*..... 99

Figura 19. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*. 100

Figura 20. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 100

Figura 21. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 101

Figura 22. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 101

Figura 23. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. .. 102

Figura 24. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. .. 103

Figura 25. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. 104

Figura 26. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 105

Figura 27. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 106

Figura 28. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*..... 107

Figura 29. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*..... 108

Figura 30. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*. 108

Figura 31. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*..... 109

Figura 32. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 109

Figura 33. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 110

Figura 34. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*..... 110

Figura 35. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. 111

Figura 36. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está

representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*. 112

Figura 37. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 113

Figura 38. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*. 114

Figura 39. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*..... 115

Figura 40. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*..... 115

Figura 41. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*..... 116

Figura 42. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*. 116

UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FACULTAD DE FILOSOFÍA, LETRAS Y CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
INSTITUTO SUPERIOR DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO

BIOGEOGRAFÍA DEL GÉNERO *BOTHROCOPHIAS* (SERPENTES: VIPERIDAE: CROTALINAE), MEDIANTE MODELAMIENTOS DE NICHOS ECOLÓGICOS.

AUTOR: Jorge Esteban Vaca Guerrero

FECHA: Septiembre de 2012

RESUMEN

Esta investigación se enfoca en el estudio de las víboras de foseta del género *Bothrocophias*, y a través de Modelamientos de Nicho Ecológico se presenta una aproximación a los rangos de distribución geográfica de cada una de las cinco especies que lo conforman, paralelamente se caracteriza el espacio ambiental para cada una de ellas. Bajo esta consideración, el género *Bothrocophias* se compone de dos especies que habitan la región Cis-Andina (oriente de los Andes), mostrando una distribución ambiental y geográfica extensa; mientras que las especies localizadas en la región Trans-Andina (occidente de los Andes), habitan un espacio geográfico restringido, asociado con una distribución ambiental de mayor especificidad. Las cinco especies del Género divergen significativamente en cuanto a su nicho ecológico, sugiriendo un patrón de *selección divergente en aislamiento*, coincidiendo con la teoría de segregación altitudinal asociada al levantamiento de los Andes, propuesta por Gutberlet & Campbell para este Género.

PALABRAS CLAVES: *BOTHROCOPHIAS*–TAXONOMÍA, MODELAMIENTO DE NICHOS ECOLÓGICOS, DIVERGENCIA AMBIENTAL, SOLAPAMIENTO AMBIENTAL, ANÁLISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES–ESTADÍSTICA, COBERTURAS CLIMÁTICAS WORLDCLIM.

**UNIVERSIDAD CENTRAL DEL ECUADOR
FACULTAD DE FILOSOFÍA, LETRAS Y CIENCIAS DE LA EDUCACIÓN
INSTITUTO SUPERIOR DE INVESTIGACIÓN Y POSGRADO**

**BIOGEOGRAPHY ANALYSIS OF THE *BOTHROCOPHIAS* GENUS (SERPENTES:
VIPERIDAE: CROTALINAE), THROUGH ECOLOGICAL NICHE MODELING.**

AUTHOR: Jorge Esteban Vaca Guerrero

DATE: September, 2012

ABSTRACT

This research is based on the *Bothrocophias* pit vipers approach. An overview on the *Bothrocophias* five species' geographic distribution range has been developed through Environmental Niche Modeling revealing its established environmental distribution. Consequently *Bothrocophias* genus is represented by two species into Cis-Andean region (east from the Andes), which shown a wide environmental and geographic distribution. Although the species which inhabit into Trans-Andean region (west from the Andes), show a restricted geographic space associated with a specifically environmental distribution. The *Bothrocophias* five species' ecological niches show a statistical divergence suggesting a *divergent selection in isolation* pattern. This is analogous with Gutberlet & Campbell *Bothrocophias* Theory based on elevation segregation associated with the Andes Emerge.

KEY WORDS: *BOTHROCOPHIAS*–TAXONOMY, ECOLOGICAL NICHE MODELING, ENVIRONMENTAL DIVERGENCE, ENVIRONMENTAL OVERLAP, PRINCIPAL COMPONENT ANALYSIS–ESTADÍSTICA, ENVIRONMENTAL LAYERS WORLDCLIM.

INTRODUCCIÓN

Sudamérica es la región que posee una de las biotas más diversas e importantes alrededor del mundo. Tres factores parecen haber influido principalmente para tal disposición biótica, el levantamiento de la Cordillera de los Andes, el emergimiento del Istmo de Panamá, y las fluctuaciones climáticas y vegetacionales propias del Pleistoceno (Wüster et al. 2002).

Las serpientes de la familia Viperidae constituyen uno de los grupos bióticos que han alcanzado un notable éxito de adaptación seguido de un muy importante proceso de especiación en Sudamérica. Actualmente, dentro de ésta región se conocen 56 taxas formalmente descritas (considerando especies y subespecies), agrupadas dentro de nueve géneros: *Bothrops*, *Bothropoides*, *Bothriopsis*, *Bothriechis*, *Bothrocophias*, *Crotalus*, *Lachesis*, *Porthidium* y *Rhinocerophis* (Campbell & Lamar, 2004; Fenwick et al., 2009).

Debido al enfoque generalizado de la información producida y expuesta sobre la disposición geográfica de gran parte de las taxas de víboras sudamericanas, pocos estudios han logrado aclarar dicha situación geográfica; entre ellos se puede citar el patrón de distribución de *Crotalus durissus*, cuya disposición parece estar explicada por fluctuaciones climático-vegetacionales ocurridas durante el Pleistoceno (Wüster et al., 2005); la disposición actual del género *Lachesis* parece haber sido influenciada por el emergimiento de los Andes, seguido, de igual forma, por eventos de fluctuación pleistocénicos (Zamudio & Grenne, 1997). Gutberlet & Campbell (2001) considerando la disposición de las especies que conforman el género *Bothrocophias*, proponen una teoría de segregación altitudinal como consecuencia de la elevación de la Cordillera de los Andes, para explicar la situación actual de este clado monofilético de origen sudamericano.

El presente estudio realiza una compilación de los registros de ocurrencia de las cinco especies del Género *Bothrocophias*. En base a dicha información y la utilización de las variables ambientales WorldClim (Hijmans et al., 2005), se generaron Modelos de Nicho

Ecológico para cada una de las especies de víboras *Bothrocophias*. En función de la distribución altitudinal conocida para cada especie y su respectiva especificidad hacia bosques húmedos Cis y Trans-Andinos, se logra un acercamiento al rango geográfico potencial de las cinco especies: *Bothrocophias campbelli*, *B. colombianus*, *B. hyoprora*, *B. microphthalmus* y *B. myersi*. Se han logrado extraer los valores de 19 variables ambientales WorldClim para cada registro de ocurrencia, perteneciente a cada especie, estableciendo de esta manera, la distribución en el espacio ambiental para todo el Género. Con dichos valores ambientales, se condujo un análisis de componentes principales, mediante el cual se logró identificar un patrón de segregación ambiental dentro del Clado *Bothrocophias*, sustentado estadísticamente.

CAPÍTULO I

EL PROBLEMA

Planteamiento del Problema

Bothrocophias es un taxón reconocido solo a partir de la última década. Éste género agrupa a cinco especies de vipéridos neotropicales, cuatro de ellas contempladas por Gutberlet & Campbell (2001), y una especie más, incorporada a partir de 2004 por Campbell y Lamar. Es notable que el tan reciente reconocimiento de éste género no ha permitido su completo estudio; en especies como *Bothrocophias colombianus* y *Bothrocophias myersi*, las colecciones de referencia son mínimas; a ello sumamos la dificultad de acceso y levantamiento de información en gran parte de las áreas de ocurrencia de las especies distribuidas en la costa del Pacífico colombiano y los límites con el Pacífico ecuatoriano por la presencia de grupos armados públicamente reconocidos.

El origen monofilético de éste clado ha sido argumentado morfológicamente por Campbell y Lamar (2004), y molecularmente en el importante aporte sobre la filogenia y la clasificación de los vipéridos sudamericanos de Fenwick et al. (2009). Sin embargo la baja representatividad en colecciones de las especies antes mencionadas, ha influenciado directamente en la exclusión de las cinco especies de *Bothrocophias* en conjunto, dentro de la mayoría de análisis moleculares destinados a esclarecer patrones evolutivos en el Género.

Estudios ecológicos sobre el Género han sido casi escasos. Recordemos la relevancia de la información reportada tanto en el reconocimiento del Taxón como tal, por Gutberlet & Campbell (2001), y una posterior aportación expuesta por Campbell y Lamar (2004), siendo los únicos trabajos que pretenden acercarse al conocimiento sobre la evolución, la historia natural, la ecología y la distribución del Género. Parcialmente vale destacar el aporte para el género *Bothrocophias* en Ecuador (Cisneros-Heredia et al., 2006), y, en Colombia (Castro et al., 2005), sin embargo, como mencionamos anteriormente, el aporte es parcial, en el primero de los casos, la información generada se restringe a tres especies; mientras que en el segundo

caso, el análisis corresponde a un acercamiento a la distribución espacial de las especies en el territorio colombiano.

Con este precedente, consideramos una vez más, que el carente conocimiento generado en este grupo de ofidios sudamericanos ha impedido generar respuestas a su verdadero patrón biogeográfico, y mucho menos, ha permitido identificar rangos de distribución acertados para las especies, impidiendo así, una adecuada evaluación sobre el estado de conservación de estas especies.

Formulación del Problema

La limitada información generada alrededor del género *Bothrocophias*, hecho ligado al temprano reconocimiento de dicho taxón, que agrupa a cinco especies de víboras de foseta sudamericanas, ha sido identificado como el mayor problema para el conocimiento evolutivo, biogeográfico y ecológico sobre tan importante grupo ofídico del neotrópico. En función del concepto difundido por Hutchinson (1956) y descrito posteriormente por MacArthur (1972), **¿logrará el presente estudio determinar el nicho ecológico de las cinco especies del género *Bothrocophias* generando aproximaciones a su rango de distribución ambiental y geográfico?** Consecuentemente, **¿podrá dicha información aportar alternativas de conservación basadas en el rango de distribución de las especies?**

Preguntas Directrices

- Está clara la situación taxonómica de las especies que conforman el género *Bothrocophias*?
- Existe información confiable sobre la ocurrencia de las especies del género *Bothrocophias* en la literatura especializada?

- Dispone la región de estudio de la información referente a las variables geográficas y ambientales necesarias para llevar a cabo la investigación?
- Disponen las colecciones de referencia en el País, de muestras representativas de las especies del género *Bothrocophias*?
- Disponen los diferentes museos de historia natural, de la información de colección necesaria para cada espécimen en ellos depositado?
- Cuáles son las condiciones para que los museos proporcionen información?
- Han influido las condiciones ecológicas en la distribución de las especies del género *Bothrocophias*?

Objetivos

Principal

Analizar la influencia de los factores ambientales en los patrones de distribución del género *Bothrocophias* en la región noroccidental de Sudamérica.

Secundarios

- Establecer el nicho ecológico para las cinco especies del género *Bothrocophias*.
- Generar modelos de distribución potencial actual para las cinco especies del género *Bothrocophias*.
- Determinar si existe segregación ambiental en la distribución actual entre las cinco especies del Género.

Justificación

Las colecciones biológicas aportan una información sumamente importante sobre las especies y su historia natural, gracias a éstos datos hasta el momento se han establecido áreas geográficas puntuales de distribución y ciertas aproximaciones de carácter general sobre ecología interespecífica e intraespecífica; sin embargo, actualmente la ambición pro conservacionista y científica ha desarrollado herramientas que nos permiten crear una interface entre la teoría ecológica y el modelamiento matemático con el objetivo de establecer áreas de distribución potencial, en base al desarrollo de modelos de nicho ecológico.

De ésta manera, el presente estudio enfoca su importancia en el manejo de este nuevo recurso tecnológico, con el objetivo de definir en base a variables ambientales y colecciones científicas, el nicho ecológico óptimo para cada una de las especies del género *Bothrocophias* (Serpentes: Viperidae: Crotalinae).

En consecuencia se presentarán y analizarán patrones de distribución del Género, tanto en el espacio ambiental, como en el espacio geográfico. Considerando a la presente investigación, como un aporte al conocimiento evolutivo de las serpientes neotropicales, y un instrumento que permita proponer estrategias de conservación para las cinco especies en estudio, en función a su rango geográfico.

CAPÍTULO II

MARCO TEÓRICO

Antecedentes del Problema

Bothrocophias es un género recientemente estudiado como tal, reconocido solo a partir del año 2001 por Gutberlet & Campbell, estudio en el que se presenta un acercamiento a la distribución geográfica de sus componentes en el norte de Sudamérica, y en función a evidencia morfológica y molecular surge la hipótesis sobre una cladogénesis de *Bothrocophias* originada como consecuencia del levantamiento de los Andes, aislando genéticamente a las poblaciones del Chocó, con las de la Amazonía, sugiriendo que la especiación de los componentes cis y trans andinos de este Clado, pudieran haberse derivado de una segregación altitudinal.

El género *Bothrocophias* está compuesto por cinco especies de víboras neotropicales, dos de ellas solo descritas dentro de los últimos 15 años, *Bothrocophias campbelli* en 1991 (Freire-Lascano) y *B. myersi* en el 2001 (Gutberlet & Campbell); prácticamente antes de estas fechas llevaban sinónimos que junto con *Bothrocophias colombianus*, *B. hyoprora* y *B. microphthalmus*, fueron estudiadas dentro de los géneros *Bothrops* (Amaral, 1929-1930; Peters & Orejas-Miranda, 1970), o *Porthidium* (Campbell & Lamar 1989; Schatti & Kramer, 1993).

El origen del género *Bothrocophias* ha sido otro tema de controversia, varios estudios han sustentado un origen monofilético (Gutberlet y Campbell, 2001; Gutberlet & Harvey, 2002; Parkinson et al., 2002; Campbell & Lamar, 2004; Castoe & Parkinson, 2006); sin embargo, ninguno de ellos ha logrado incluir a las cinco especies en conjunto. En consecuencia, estudios moleculares que no coincidían con esta teoría surgieron paralelamente, intentando sinonimizar al Género con *Bothrops* “sensu lato” (Schatti & Kramer, 1993; Wüster et al.,

2002). Solo a partir de 2009, Fenwick et al., logran fundamentar el origen monofilético de este clado sudamericano.

Los inconvenientes sistemáticos mencionados anteriormente han influido notablemente en la conservación de éstas víboras sudamericanas. El conocimiento sobre su ecología y distribución es mínimo; y en consecuencia, solo una de las cinco especies ha sido evaluada a nivel regional por la Unión Internacional para la Conservación de Especies (UICN).

Fundamentación Teórica

Diagnosis

Bothrocophias es un género de vipéridos neotropicales, constituido por cinco especies formalmente descritas, distribuidas en la región noroccidental de América del Sur, en bosques húmedos tropicales y subtropicales cis y trans andinos.

De acuerdo a Gutberlet y Campbell (2001), varios caracteres derivados diferencian a *Bothrocophias*, de otros géneros de víboras neotropicales, entre los que sobresalen: 1) 7-8 escamas supralabiales; 2) escamas dorsales de la cabeza, pequeñas pero no quilladas, no dispuestas en “nine-plate”; 3) quillas tuberculadas en las escamas dorsales de la mitad posterior del cuerpo; 4) puntos blancos con un borde oscuro en algunas escamas gulares e infralabiales; 5) 124-177 escamas ventrales; 6) 4-5 dientes palatinos; 7) 12-15 dientes pterigoideos; 8) 14-16 dientes mandibulares; 9) colmillo maxilar aproximadamente 1,5 veces más largo que el alto del maxilar superior; 10) espinas mediales presentes en los lóbulos del hemipene; 11) número moderado (aprox. 18-30 por lóbulo) de espinas laterales en los hemipenes; 12) lóbulos del hemipene ligeramente más largos que la base del órgano; 13) proceso coanal del palatino distalmente atenuado; 14) ectopterigodeo y la base del pterigodeo aproximadamente de igual longitud; 15) superficie dorsal de los huesos frontales predominantemente plana; 16) huesos post-frontales largos, contribuyendo más al perímetro

dorsal de la órbita que los parietales; 17) cola no prensil, sin cascabel. Adicionalmente, la escama Cantorostral es una particularidad hallada únicamente en el género *Bothrocophias* (Gurberlet & Campbell 2001; Campbell & Lamar 2004).

Las serpientes del género *Bothrocophias* han sido reportadas generalmente en hábitats terrestres correspondientes a bosques primarios, bosques secundarios maduros y frecuentemente en bosques de ribera; a pesar de ésta preferencia por bosques en buen estado, varios individuos de *Bothrocophias hyoprora* han sido colectados en áreas cultivadas en Morona-Santiago, Ecuador. Estas serpientes mantienen hábitos nocturnos y crepusculares; su dieta se rige principalmente por roedores, aunque en ocasiones se han encontrado lagartijas y ranas arborícolas en sus estómagos (Wüster et. al., 2002; Campbell & Lamar 2004; Cisneros-Heredia et al., 2006).

Historia Evolutiva

Colubroidea, el grupo monofilético de serpientes más avanzadas (Kelly et al., 2003; Scanferla & Nenda, 2005), agrupa a cinco importantes familias reconocidas actualmente, Pareatidae, Colubridae, Homalopsidae, Elapidae, y Viperidae (Lawson et al., 2005), considerándose a ésta última, el linaje evolutivamente más avanzado entre todos los ofidios (Mattison, 2005).

La familia Viperidae se caracteriza por poseer el aparato venenoso mecánicamente más sofisticado entre las serpientes; el mismo que consta de dos colmillos acanalados conectados a un hueso maxilar articulado, lo que convierte a éstos colmillos en inyectores protráctiles al momento de inocular el veneno; la ventaja de retraerlos, cuando la boca de la serpiente está cerrada, dio lugar a la evolución en el tamaño de sus colmillos, siendo así, los artefactos inyectores más largos entre todos los ofidios (pueden sobrepasar los 30 mm). Paralelamente al diseño óseo, una composición muscular relacionada con la glándula de veneno fue modificada para ejercer una considerable presión sobre la misma en el momento preciso de la inoculación (Ferri, 1992; Seigel & Collins, 1993; Mattison, 2005).

Wüster et al. (2008) asigna el origen de los Viperidae al período Terciario medio, hace aproximadamente 47 millones de años; dicho origen, estudiado en relación a la historia del desplazamiento entre Asia y África, da lugar a dos importantes escenarios: el primero, sugiere un origen Asiático-Africano sustentado por la unión geográfica de éstos dos continentes durante el Período Terciario temprano-medio, seguido de un patrón poco consistente de vicarianza; mientras que el segundo escenario, fundamentado en análisis cronológico-moleculares (*molecular dating*) sugiere un origen monocontinental, localizando la emersión de éstos evolucionados ofidios en el continente asiático.

Taxonómicamente, la familia Viperidae está conformada por alrededor de 270 especies (McDiarmid et al., 1999; Mallow et al., 2003) de serpientes venenosas, distribuidas ampliamente en las zonas Tropicales y Templadas a excepción de Australia y Madagascar. Se han desarrollado varios análisis filogenéticos, utilizando caracteres morfológicos y moleculares, tratando de explicar la historia evolutiva de éste Linaje (Parkinson, 1999; Wüster et al., 2002; Kelly et al., 2003; Lawson et al., 2005; Castoe & Parkinson, 2006). En un estudio muy reciente, Wüster et al. (2008) basándose en una muestra altamente representativa, proponen la clasificación de Viperidae en dos grandes subfamilias: 1) VIPERINAE, distribuida considerablemente en Europa, Asia y África, conforma el grupo de las “víboras verdaderas”. Dentro de esta subfamilia se incluye al clado de serpientes primitivas *Causus*, tratado anteriormente como la subfamilia Clausinae; y, 2) CROTALINAE, representada por las “víboras de foseta”, se encuentra distribuida en Asia y con gran representatividad en América. Su principal característica radica en la presencia de una foseta loreal ubicada en cada lado de la cabeza, siendo este órgano termo-receptor, un carácter evolutivo propio de los Crotalinae. Se ha incluido dentro de ésta subfamilia al taxón monoespecífico *Azemiops feae*, siendo ésta, la única especie que carece de fosetas termoreceptoras dentro de los crotalinos.

Crotalinae (incluyendo *Azemiops*), mantiene un origen bien sustentado en Asia, corroborado por toda la historia de este grupo, hasta el momento de su invasión en el Nuevo Mundo. Esta gran invasión, considerada como la responsable de toda la diversidad de los Crotalinae en América, parece haber sucedido entre el Oligoceno tardío y el Mioceno temprano, hace aproximadamente 22-24 millones de años, tiempo en el cual, el Noreste de Asia y Alaska se mantuvieron conectados por el estrecho de Bering, hecho que conjuntamente con la ausencia

de “víboras de foseta” en Europa, sugiere un evento de dispersión Beringiano (Kraus et al., 1996; Parkinson, 1999; Wüster et al. 2008).

La invasión de los Crotalinae en Norte América tuvo continuidad con una rápida expansión adaptativa en diversos nichos ecológicos y morfológicos (Martins et al., 2001; Wüster et al., 2002), dando lugar a una rápida cladogénesis (aproximadamente 18 millones de años de separación entre clados), que resultaría sucesivamente en un muy importante fenómeno de especiación en el Neomundo (Wüster et al., 2008).

Inicialmente, la migración de los Crotalinae hacia América del Sur parecía seguir los patrones comunes de intercambio faunístico entre América Central y América del Sur, originados solo a partir de la emersión del Istmo de Panamá en la reciente era Pliocénica (Marshall et al., 1979; Stehli & Webb 1985; Webb & Rancy, 1996; Cadle, 1985); sin embargo, una gran cantidad de evidencia en taxas de reptiles, entre ellas muchos crotálinos, sugieren un intercambio faunístico anterior, originado en el Terciario-medio con la invasión de un posible ancestro de los géneros *Bothrocophias*, *Bothriopsis* y *Bothrops* (*sensu* Campbell & Lamar 2004), seguido de al menos tres eventos de colonización posteriores, uno para *Bothriechis schlegelli*; uno para *Porthidium* (hace aproximadamente 3.5 millones de años), coincidiendo con la emersión del Istmo de Panamá; y uno más reciente para *Crotalus durissus* (hace aproximadamente 1-2 millones de años) durante el Pleistoceno (Crother et al., 1992; Zamudio & Greene, 1997; Parkinson, 1999; Iturralde-Vinent & Mac Phee, 1999; Martins et al., 2001; Wüster et al., 2002; Castoe et al., 2005; Castoe & Parkinson, 2006; Wüster et al., 2008).

Wüster et al. (2002), sugieren que un ancestro común para *Bothrops*, *Bothriopsis* y *Bothrocophias*, fue el primero en colonizar América del Sur, posiblemente de 4 a 10 millones de años antes que el resto de crotálinos, incursionando de esta manera en una variedad de hábitats tropicales, y nichos ecológicamente particulares, los mismos que probablemente no habrían sido ocupados por algún depredador de iguales condiciones. La gran cantidad de recursos y el acierto evolutivo fisio-morfológico de estas avanzadas serpientes, se convertirían en primordiales promotores para una dispersión adaptativa eficaz, dando lugar consecuentemente a una importantísima diversificación neotropical.

Actualmente, las “víboras de foseta” están representadas en Sudamérica por 56 taxas (incluyendo especies y subespecies) formalmente descritas, agrupadas en nueve géneros de origen parafilético (Campbell & Lamar, 2004; Fenwick et al., 2009). Estas serpientes presentan un patrón de distribución principalmente relacionado con las tierras tropicales húmedas y secas, pertenecientes a las costas atlánticas, pacíficas y a la Amazonía; y, en menor proporción relacionado con islas continentales y tierras subtropicales cis y trans andinas correspondientes primordialmente a Sudamérica septentrional.

La eficaz dispersión en el Neotrópico junto al extenso y discontinuo rango geográfico de los Crotalinae, han despertado principal interés en análisis sobre la biogeografía histórica de este grupo de ofidios (Wüster et al., 2002; 2008).

Varias teorías han sido expuestas para explicar la contundente diversificación y los patrones de distribución actual de la biota neotropical, entre los que sobresalen tres eventos biogeográficos principales: 1) la elevación de los Andes; 2) el surgimiento del Istmo de Panamá; y, 3) los períodos de fluctuación climática y vegetacional en los trópicos sudamericanos, durante el Pleistoceno (Dixon, 1979; Duellman, 1979; Wüster et al. 2005).

En referencia al género *Bothrocophias*, Gutberlet & Campbell (2001) considerando que *Bothrocophias hyoprora* y *B. myersi* ocurren en tierras bajas, mientras que *B. campbelli* y *B. microphthalmus* en bosques montanos; y de igual forma, corresponden dos especies, *Bothrocophias campbelli* y *B. myersi* a la vertiente del Pacífico mientras que las otras dos se distribuyen en la vertiente oriental de los Andes, sugieren que la especiación de este clado puede haber sido consecuencia de una segregación altitudinal, fenómeno atribuido al levantamiento de la Cordillera de los Andes, la cual se convertiría en una barrera para el fluido genético entre los individuos de oriente y occidente de la población ancestral del clado, aislando de esta manera al bosque lluvioso del Chocó con el bosque lluvioso de la Amazonía. *Bothrocophias colombianus*, incorporada posteriormente al clado, cuya distribución se extiende en la vertiente occidental de los Andes colombianos, se acoplaría sin inconvenientes, en dicha teoría de segregación geográfica.

Estatus Taxonómico

A inicios de siglo, las víboras de foseta neotropicales a excepción de las “bushmaster” (género *Lachesis*), “víboras de cascabel” (género *Crotalus*), y el género *Agkistrodon*, fueron tratadas conjuntamente dentro del género *Bothrops* (Amaral, 1929-1930; Peters & Orejas-Miranda, 1970), o dentro del género asiático *Trimeresurus* (Smith, 1941). Posteriormente, varios autores han realizado una serie de ordenamientos sistemáticos a nivel genérico y a nivel específico de los Crotalinae neotropicales basados en análisis taxonómicos estandarizados tanto morfológicos, Schatti & Kramer (1990), Campbell & Lamar (1992), Gutberlet & Campbell (2001), como moleculares, Kraus et al. (1996), Salomão et al. (1997), Thorpe et al. (1997), Wüster et al. (1997) Parkinson (1999), Werman et al. (1999), Gutberlet y Harvey (2001), Wüster et al. (2002), Harvey et al. (2005), Castoe & Parkinson (2006), Wüster et al. (2008), Fenwick et al. (2009); en consecuencia, actualmente dentro del territorio sudamericano la subfamilia Crotalinae está representada por 56 taxas incluyendo especies y subespecies, agrupadas dentro de nueve géneros, siendo estos: *Bothrops* WAGLER, 1824; *Bothropoides* FENWICK ET AL., 2009; *Rhinocerophis* GARMAN, 1881; *Bothriopsis* PETERS, 1861; *Bothrocophias* GUTBERLET & CAMPBELL, 2001; *Crotalus* LINNAEUS, 1758; *Lachesis* DAUDIN, 1803; *Porthidium* COPE, 1871; *Bothriechis* PETERS, 1859 (Campbell & Lamar, 2004; Fenwick et al., 2009).

El género *Bothrocophias* GUTBERLET & CAMPBELL, constituido actualmente por cinco especies distribuidas al noroccidente sudamericano es un claro ejemplo de una secuencia de ordenamientos sistemáticos, entre los que se destaca un estudio sobre las víboras ecuatorianas, Schatti & Kramer (1993), quienes en función al comportamiento y a ciertos aspectos morfológicos compartidos, asignan a las especies del actual género *Bothrocophias*, dentro del género *Porthidium*. Salomão et al. (1999) mediante análisis filogenéticos basados en ADN mitocondrial en víboras neotropicales, sugieren poner principal atención en las afinidades compartidas entre *Bothrops colombianus*, *B. microphthalmus*, *B. campbelli* y *Porthidium hyoprora* (*sensu* Campbell & Lamar 1989). Posteriormente, Gutberlet & Campbell (2001) considerando afinidades moleculares y morfológicas, reconocen al género *Bothrocophias* como un clado monofilético sudamericano, incorporando a este grupo taxonómico a la especie *Bothrocophias myersi*; no obstante, en dicho trabajo no consideran como parte de este género a *Bothrops colombianus* (*sensu* Campbell & Lamar 1992).

Finalmente, Campbell y Lamar (2004) destacan los sinapomorfismos presentes entre los componentes de este nuevo género de vipéridos neotropicales, constituido por cinco especies formalmente descritas: *Bothrocophias campbelli* FREIRE-LASCANO (1991), *B. colombianus* RENDAHL & VESTERGREN (1940), *B. hyoprora* AMARAL (1935), *B. microphthalmus* COPE (1876) y *B. myersi* GUTBERLET & CAMPBELL (2001).

El origen monofilético de este clado sudamericano ha sido sustentado en varios análisis (Gutberlet y Campbell, 2001; Gutberlet & Harvey, 2002; Parkinson et al., 2002; Campbell & Lamar, 2004; Castoe & Parkinson, 2006; Fenwick et al., 2009). Sin embargo, los cinco componentes del género *Bothrocophias* han sido tratados en conjunto, únicamente en análisis basados en caracteres morfológicos.

Estatus Geográfico – Distribución

El género *Bothrocophias* está formado por cinco especies que habitan los bosques húmedos tropicales cis y trans andinos, en la región noroccidental de Sudamérica. La distribución altitudinal del Género varía entre 0 y 2350 msnm. Latitudinalmente el Género se distribuye aproximadamente entre 8°0' Norte, en la frontera Colombo-Venezolana, y 18°0' Sur, en Bolivia (Gutberlet & Campbell, 2001; Campbell & Lamar 2004; Castro et al. 2005).

Tres especies se distribuyen en la vertiente occidental y costa del Pacífico: *Bothrocophias campbelli* y *B. colombianus* habitan en bosques húmedos montano bajos y bosques de neblina, en la Cordillera Occidental de los Andes en Colombia y Ecuador; mientras que *B. myersi* habita en el bosque lluvioso de tierras bajas occidentales en Colombia. Las dos especies restantes tienen rangos de distribución más extensos, ubicados en la vertiente oriental y tierras bajas de la Amazonía: *Bothrocophias microphthalmus* habita en bosques húmedos montano bajos y bosques nublados en la vertiente oriental de los Andes en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia; mientras que *B. hyoprora* tiene la más amplia ocurrencia dentro de éste género, extendiéndose sobre bosques lluviosos y bosques muy húmedos en las tierras bajas amazónicas en Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia (Gutberlet y Campbell 2001; Campbell y Lamar 2004; Castro et al., 2005).

Bothrocophias campbelli ha sido reportada entre 1300 y 2000 msnm en las estribaciones occidentales en los Andes de Ecuador y Colombia (Campbell y Lamar, 2004). En Ecuador sus reportes abarcan las provincias Imbabura, Pichincha, Cotopaxi, Chimborazo y El Oro (Orcés 1948; Freire-Lascano 1991; Campbell y Lamar 1992; Schätti y Kramer 1993; Freire-Lascano y Kuch 2000). Recientemente ha sido reportada para el Sudoeste de Colombia en el área de la Reserva de Ñambí, Tumaco (departamento de Nariño) entre 1000 y 1500 msnm, ampliando así tanto el rango altitudinal como latitudinal de esta especie (Castro et al., 2005).

Bothrocophias colombianus ha sido poco estudiada y cuenta con muy pocos registros. Solo a partir de su reubicación taxonómica, los especímenes depositados en colecciones de referencia fueron sometidos a una revisión en cuanto a sus datos geográficos y su identificación taxonómica (ver Campbell & Lamar 2004); posteriormente, Castro et al. (2005) realizan una revisión del Género en Colombia, en la que establecen un nuevo rango altitudinal para *B. colombianus*, entre 1400 y 2300 msnm, y su distribución estaría restringida al Parque Natural Nacional Munchique en El Tambo (departamento del Cauca), zonas aledañas, como la Reserva Natural Tambito, y zonas de amortiguamiento del Parque.

Bothrocophias myersi es una especie restringida a las zonas húmedas del chocó Colombiano en una altitud que varía entre 0 y 200 msnm. Ha sido registrada en los departamentos El Cauca y Valle del Cauca; de acuerdo a las condiciones compartidas con el Chocó ecuatoriano, se ha sugerido su posible ocurrencia en el Ecuador (Gutberlet y Campbell 2001; Campbell y Lamar 2004; Castro et al., 2005; Ayerbe et al., 2007).

Bothrocophias hyoprora se distribuye casi desde el nivel del mar hasta los 1200 msnm (Campbell y Lamar, 2004; Castro et al., 2005), con reportes para Colombia en los departamentos: Amazonas, Casanare, Cauca, Putumayo y Vaupés; para Ecuador, en todas las provincias de la Amazonía: Sucumbíos, Napo, Pastaza, Orellana, Morona Santiago y Zamora Chinchipe; para Perú en los estados: Amazonas, Huanaco, Loreto y Ucayali; en Brasil: Acre, Amazonas, Pará y Rodônia (Amaral, 1894, 1929; Orcés, 1943, 1948; Touzet 1986; Campbell & Lamar, 1989, 2004; Schätti y Kramer 1993; Carrillo & Icochea, 1995; Bernarde et al., 2008; Bernarde, 2011).

Bothrocophias microphthalmus se distribuye Altitudinalmente entre 1000 y 2350 msnm (Campbell y Lamar, 2004), con registros para Colombia: Boyacá, Casanare, Cauca, Cundinamarca, Caquetá y Putumayo; Ecuador: en las provincias Pastaza, Morona Santiago, Tungurahua y Zamora Chinchipe; Perú: Amazonas, Cuzco, Huanaco, Loreto, Madre de Dios, Pasco, San Martín y Ucayali; Bolivia: Beni, Cochabamba y La Paz (Campbell & Lamar 1992; Schätti & Kramer 1993; Freire-Lascano & Kuch 1995; Castro et al. 2005; Harvey et al., 2005; Parkinson & Castoe 2006).

Tanto para *Bothrocophias hyoprora* como para *B. microphthalmus* se han sugerido áreas de simpatría a lo largo de la ladera oriental de los Andes, y en el Ecuador se han registrado individuos que cumplen tal solapamiento geográfico en la provincia Morona Santiago (Campbell y Lamar, 2004; Cisneros-Heredia et al., 2006).

Estatus de Conservación

A nivel regional, la evaluación de especies amenazadas de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN), únicamente contempla a la víbora *Bothrocophias myersi*, asignándola a la categoría de Preocupación Menor (Martins, 2010).

A nivel local, las diferentes evaluaciones y listados preliminares elaborados en la mayoría de países en la región, han dejado al margen a las especies del género *Bothrocophias*. Únicamente Ecuador y Bolivia han incluido a éstas víboras en sus listados; de esta forma, dentro del territorio ecuatoriano las víboras *Bothrocophias* constan dentro de las categorías: *Bothrocophias campbelli* se encuentra En Peligro (EN), *B. microphthalmus* Vulnerable (VU), y *B. hyoprora* en Preocupación Menor (LC) (Carrillo et al., 2005). Mientras que en Bolivia: *Bothrocophias microphthalmus* es una especie Casi Amenazada (NT) (Rivera, 2009).

Definición de los Términos Básicos

Bothrocophias

El nombre de éste género se deriva de dos palabras griegas, *bothros* que significa foseta y *kophias*, que significa serpiente.

El género *Bothrocophias* contiene cinco especies: *Bothrocophias campbelli*, *B. colombianus*, *B. hyoprora*, *B. microphthalmus* y *B. myersi*; un grupo de vipéridos distribuidos en el norte de Sudamérica, y comprende a serpientes venenosas de tamaño moderado, relativamente de cuerpo rechoncho, hábito terrestre y cola no prensil (Gutberlet Jr. & Campbell 2001; Campbell & Lamar 2004).

Viperidae

Serpientes conocidas como víboras, que habitan en casi todo el mundo excepto Madagascar y Australia (Mattison, 1995), caracterizadas por su dentadura solenoglifa, es decir poseen un par de colmillos retráctiles perforados conectados a las glándulas de veneno, ubicados en la parte delantera, con gran tamaño que puede sobrepasar los 3 cm de longitud; su cabeza está cubierta por numerosas escamas quilladas pequeñas, y su pupila es elípticamente vertical.

En el continente americano y una parte de Asia esta familia es representada por las “víboras con foseta”, pertenecientes a la subfamilia *Crotalinae*, estas serpientes han desarrollado fosetas termorreceptoras, ubicadas en cada lado del rostro entre el ojo y la narina, que las han caracterizado, además de un cuerpo grueso con forma triangular (aplastado dorso-ventralmente o comprimida lateralmente), y longitudes muy variables que pueden sobrepasar los 3 metros. La cabeza muy definida tiene forma triangular o acorazonada, y sus costumbres generalmente son crepusculares y nocturnas, y se alimentan habitualmente de animales de “sangre caliente” (Pérez-Santos y Moreno, 1991).

Nicho Ecológico

El Nicho Ecológico se puede definir como la suma de todas los factores ambientales que actúan sobre un organismo; el nicho así definido es una región de un hiper-espacio n-dimensional (*Hutchinson, 1944*).

El Nicho Ecológico de una especie son todos los recursos y las variables ambientales necesarias para que un organismo mantenga una población viable (*MacArthur, 1972*).

Biogeografía

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos, tanto en el tiempo como en el espacio, considerando también los procesos que dieron lugar a dicha distribución. Básicamente esta disciplina presenta dos vertientes: la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica (*Morrone y et al., 1996*). Dentro de la biogeografía histórica contemporánea existen tres enfoques: el dispersalismo, la panbiogeografía y la biogeografía cladística. De ellos, el más antiguo es la *biogeografía dispersalista*, la cual se considera que se originó a partir de las ideas de Darwin y Wallace a mediados del siglo XIX (*Crisci y Morrone, 1992*). Este enfoque trabaja con taxones individuales, en el sentido de que son los organismos los que se dispersan sobre una geografía estable. Como reacción a la biogeografía dispersalista, a mediados del siglo XX surge la *panbiogeografía*, la cual fue propuesta originalmente por León Croizat (1958) y reforzada con el resurgimiento de la teoría de la tectónica de placas (*Wegener, 1915*). Este autor hizo énfasis en el análisis conjunto de diferentes taxones para buscar patrones comunes de distribución, evitando analizar un solo taxón como se hacía tradicionalmente, postulando de ésta manera que “la tierra y la biota evolucionan juntas” (*Cacino & Meléndez, 2000; Contreras & Luna & Monrrone 2001*).

La panbiogeografía de Croizat vino a revolucionar la biogeografía, al reconocer las insuficiencias de los métodos dispersalistas y sugerir un método significativamente más apropiado (*Morrone, 2000*). Éste permite analizar áreas de distribución conjuntas de diversos organismos, buscar relaciones espaciales entre las mismas y reconocer los nodos, los cuales son áreas que representan fragmentos bióticos y geológicos ancestrales

distintos, que se relacionan en espacio y tiempo como respuesta a algún cambio tectónico (Crisci y Morrone, 1992).

Según Zunino y Zullini (2003), la ecogeografía es aquella rama de la biogeografía que interpreta en términos ecológicos las distribuciones geográficas de los seres vivos y las asociaciones entre ellos. Estudia las distribuciones geográficas en función de los parámetros ecológicos que permiten su existencia, y trabaja paralelamente o en condiciones similares con la biogeografía histórica.

Variables Ambientales WORLDCLIM

Hijmans et al. (2005), desarrollan una serie de superficies o capas ambientales para todos los continentes excepto la Antártica, derivadas principalmente de los valores de precipitación mensual y temperatura media, máxima y mínima mensual, obtenidos de un total de 47 554 estaciones climáticas alrededor del mundo, entre los años 1950 y 2000. Estas capas ambientales se denominaron “WorldClim”, y se describen a continuación:

Bio 1 - Temperatura Media Anual.- es la media de todas las temperaturas medias mensuales. Cada temperatura media mensual es el promedio entre la temperatura máxima y la mínima de ese mes.

Bio 2 - Media del Rango Diurno (Mean (period max – min)).- la media de todos los rangos de las temperaturas diurnas mensuales. Cada rango diurno mensual es la diferencia entre la temperatura y la temperatura mínima máxima de ese mes.

Bio 3 - Isothermality (2/7).- la media del rango diurno (parámetro 2) dividida por el rango de la Temperatura Anual (parámetro 7). Se puede interpretar como la equitatividad de la temperatura en el transcurso del año.

Bio 4 - Estacionalidad de la Temperatura (C of V).- el Coeficiente de Variación de la temperatura (C of V) es la desviación estándar de la temperatura mensual media expresada como un porcentaje de la media de esas temperaturas (ej. la media anual). Para este cálculo es utilizada la media en grados Kelvin. Esto evita la posibilidad de tener que dividir por cero, pero significa que los valores son usualmente muy pequeños.

Bio 5 - Temperatura Máxima del Período más Cálido.- la temperatura más alta de cualquier temperatura máxima mensual.

Bio 6 - Temperatura Mínima del Período más Frío.- la temperatura más baja de cualquier temperatura mínima mensual.

Bio 7 - Rango de Temperatura Anual (5 – 6).- la diferencia entre la Temperatura Máxima del Período más Cálido y la Temperatura Mínima del Período más Frío.

Bio 8 - Temperatura Media del Cuarto más Húmedo.- el cuarto más húmedo del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la temperatura media de éste período.

Bio 9 - Temperatura Media del Cuarto más Seco.- el cuarto más seco del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la temperatura media de éste período.

Bio 10 - Temperatura Media del Cuarto más Cálido.- el cuarto más cálido del año es determinado (al mes más cercano), y se calcula la temperatura media de este período.

Bio 11 - Temperatura Media del Cuarto más Frío.- el cuarto más frío del año es determinado (al mes más cercano), y se calcula la temperatura media de este período.

Bio 12 - Precipitación Anual.- la suma de todas las estimaciones mensuales de precipitación.

Bio 13 - Precipitación del Mes más Húmedo.- la precipitación del mes más húmedo.

Bio 14 - Precipitación del Mes más Seco.- la precipitación del mes más cálido.

Bio 15 - Estacionalidad de la Precipitación (C of V).- el Coeficiente de Variación (C of V) es la desviación estándar de las estimaciones mensuales de precipitación expresadas como un porcentaje de la media de esas estimaciones (ej. la media anual).

Bio 16 - Precipitación del Cuarto más Húmedo.- el cuarto más húmedo del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la precipitación total durante este período.

Bio 17 - Precipitación del Cuarto más Seco.- El cuarto más seco del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la precipitación total durante este período.

Bio 18 - Precipitación del Cuarto más Cálido.- El cuarto más cálido del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la precipitación total durante este período.

Bio 19 - Precipitación del Cuarto más Frío.- El cuarto más frío del año es determinado (al mes más cercano), y es calculada la precipitación total durante este período.

Estados de Conservación IUCN

En Peligro (EN).- cuando una especie enfrenta un riesgo muy alto de extinción en estado silvestre en el futuro cercano.

Vulnerable (VU).- cuando una especie enfrenta un alto riesgo de extinción en estado silvestre a mediano plazo.

Casi Amenazado (NT).- cuando, tras ser evaluada por la UICN, no satisface los criterios de las categorías vulnerable, en peligro o en peligro crítico de la Lista Roja elaborada por la organización, aunque está cercano a cumplirlos o se espera que así lo haga en un futuro próximo.

Preocupación Menor (LC).- cuando, habiendo sido evaluado, el taxón no cumple ninguno de los criterios que definen las categorías de En Peligro Crítico, En Peligro, Vulnerable o Casi Amenazado. Se incluyen en esta categoría taxones abundantes y de amplia distribución.

Hipótesis

Hipótesis Principal

H0: Las especies del género *Bothrocophias* no responden a un fenómeno de segregación ambiental.

H1: Las especies del género *Bothrocophias* responde a un fenómeno de segregación ambiental.

Variables:

- Segregación Ambiental (Variable Independiente)
- Especies del género *Bothrocophias* (Variable Dependiente)

Hipótesis Secundarias o de Trabajo

H0: Los factores ambientales WORLDCLIM pueden definir el nicho ecológico óptimo para cada una de las especies del género *Bothrocophias*

H1: Los factores ambientales WORLDCLIM no son suficientes para definir el nicho ecológico óptimo para cada una de las especies del género *Bothrocophias*.

Variables:

- Factores Ambientales WORLDCLIM (Variable Independiente)
- Nicho ecológico óptimo para las especies del género *Bothrocophias* (Variable Dependiente)

H0: El nicho ecológico de las especies del género *Bothrocophias* no difiere entre las que habitan tanto al lado oriental de la Cordillera de los Andes (Cis) y aquellas que habitan al lado occidental de la Cordillera (Trans).

H1: El nicho ecológico de las especies del género *Bothrocophias* que habitan al lado oriental de la Cordillera de los Andes (Cis), difiere significativamente del nicho ecológico de aquellas especies que habitan al lado occidental de la Cordillera (Trans).

Variables:

- Presencia de las especies en regiones Cis y Trans-Andinas (Variable Independiente)
- Nicho ecológico de las especies del género *Bothrocophias* (Variable Dependiente)

CAPÍTULO III

METODOLOGÍA

Diseño de la Investigación

El presente estudio científico corresponde al plano paradigmático positivista, orientado hacia las ciencias básicas o ciencias puras. De acuerdo al enfoque, es un estudio esencialmente cuantitativo, ya que en función de la medición de parámetros ambientales establecidos, intenta predecir el nicho ecológico óptimo para las cinco especies de víboras que conforman el género *Bothrocophias*, y en base a dichas predicciones, pretende establecer y describir patrones biogeográficos del género.

De acuerdo al Reglamento para el Otorgamiento de Grados de Licenciatura en la Facultad de Filosofía, Letras y Ciencias de la Educación, correspondiente al Capítulo III, De La Caracterización de las Modalidades de Graduación, Artículos 8 y 9, la presente investigación corresponde a *Proyectos de Áreas de Formación Profesional*, debido al enfoque cuantitativo y a la utilización de la metodología científica en busca de la creación de conocimientos científicos.

Considerando la profundidad que se espera alcanzar en los resultados, esta investigación tiene una proyección tanto exploratoria, como descriptiva. En el primero de los casos, advertirá, probará, ensayará y definirá una serie de nichos ecológicos para cada especie, los mismos que serán sometidos a una muy competente evaluación estadística, de la que se obtendrá el nicho ecológico óptimo para cada taxón estudiado, materia prima para los análisis posteriores correspondientes; mientras que descriptivamente, analizará la situación biogeográfica, e intentará proponer teorías, como un aporte al conocimiento científico sobre este importante componente biótico.

Población y Muestra

La población o universo de estudio está formado por las cinco especies de serpientes venenosas que conforman el género *Bothrocophias*, descritas a continuación:

Bothrocophias campbelli, distribuida en bosques húmedos montanos en la vertiente occidental de los Andes, en Colombia y Ecuador; *B. colombianus*, distribuida en bosques húmedos montanos de la vertiente occidental de la cordillera occidental de los Andes en Colombia; *B. hyoprora*, cuya distribución abarca las tierras bajas de la cuenca amazónica y estribaciones orientales de los Andes, en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil; *B. myersi*, distribuida específicamente en bosques húmedos de tierras bajas occidentales en Colombia; y finalmente, *B. microphthalmus*, cuya distribución se extiende en bosques húmedos montanos de las estribaciones orientales de los Andes, en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia (Campbell y Lamar, 2004).

Debido al considerable tamaño del universo en estudio, y en concordancia con la metodología aplicada, la presente investigación enfoca su muestreo sobre los especímenes pertenecientes a las distintas Colecciones de Referencia de Museos de Historia Natural, depositados hasta el año 2010, a nivel mundial.

Considerando que los depósitos en museos de historia natural no cumplen ningún patrón, el muestreo es totalmente aleatorio, y el tamaño muestral es indefinido.

Operacionalización de las Variables

Tabla 1. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Principal

Hipótesis Principal			
Variables	Dimensiones	Indicadores	Técnica
<p><u>Variable Independiente</u></p> <p>"Segregación Ambiental"</p> <p>Factores ambientales con características específicas para cada una de las especies del género <i>Bothrocophias</i>.</p>	<p>Derivadas de la Temperatura: variables continuas expresadas en grados Centígrados</p> <p>Derivadas de la Precipitación: variables continuas expresadas en milímetros cúbicos</p>	<p>Si el <i>P value</i> es menor al 5%, entre todas las especies, se acepta el fenómeno de segregación ambiental para el Género</p>	<p>Análisis de Varianza para Variables Múltiples MANOVA</p>
Variable Dependiente	<p><i>Bothrocophias campbelli</i></p> <p><i>Bothrocophias colombianus</i></p> <p><i>Bothrocophias hyoprora</i></p> <p><i>Bothrocophias myersi</i></p> <p><i>Bothrocophias microphthalmus</i></p>	<p>Nicho Ecológico Óptimo para cada una de las especies del Género</p>	<p>Selección de un Umbral estadístico dependiente</p>
"Especies del género <i>Bothrocophias</i> "			
<p>Diferenciación de cinco especies conocidas actualmente, que forman parte de un clado monofilético.</p>			

Tabla 2. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Secundaria o de Trabajo 1.

Hipótesis Secundaria 1			
Variables	Dimensiones	Indicadores	Técnica
<u>Variable Independiente</u> "Factores Ambientales WORLDCLIM" Consiste en 19 variables ambientales cuantitativas, derivadas principalmente de la Temperatura y la Precipitación	Derivadas de la Temperatura: variables continuas expresadas en Grados Centígrados	Las predicciones de distribución de especies, asumen que las variables pertenecientes a cada sitio donde ocurre la especie, representan su nicho ecológico.	Extracción de los valores de cada variable ambiental de acuerdo a cada localidad de ocurrencia de las especies
	Derivadas de la Precipitación: variables continuas expresadas en milímetros cúbicos		
<u>Variable Dependiente</u> "Nicho Ecológico Óptimo para las especies del género <i>Bothrocophias</i> " Conjunto de factores ambientales que garantizan la supervivencia de cada una de las especies que conforman el género <i>Bothrocophias</i>	Un Modelo de Nicho Ecológico será considerado como óptimo o idóneo, mientras su predicción minimice al máximo los errores de comisión y omisión; es decir, mientras prediga localidades de ocurrencia, y no asuma localidades donde la ausencia de la especie sea un hecho.	Se aceptará el Modelo de Nicho Ecológico como Óptimo para cada especie, si en la curva ROC, el Área Bajo la Curva (AUC) es mayor a 0.9 (exactitud alta; Swets, 1982).	Análisis de la curva Característica Operativa del Receptor (ROC), y el Área Bajo la Curva (AUC) generada.
		Se aceptará como áreas ecológicamente análogas a las idóneas para cada especie si el <i>P-Value</i> es menor o igual a 0,05.	Jackknife "One-Leave-Out" (Pearson et al., 2007)

Tabla 3. Matriz de Operacionalización de Variables correspondientes a la Hipótesis Secundaria o de Trabajo 2.

Hipótesis Secundaria 2			
Variables	Dimensiones	Indicadores	Técnica
<p><u>Variable Independiente</u></p> <p>“Presencia de las especies en regiones cis o trans andinas”</p> <p><i>Bothrocophias hyoprora</i> y <i>B. microphthalmus</i> habitan al lado oriental de la Cordillera de los Andes, mientras que <i>B. campbelli</i>, <i>B. colombianus</i> y <i>B. myersi</i>.</p>	Presencia / Ausencia	Colecciones biológicas depositadas en Museos de Historia Natural	Observación Directa
<p><u>Variable Dependiente</u></p> <p>“Conservativismo o diferenciación del nicho ecológico”</p>	Se enfrentarán especies de tierras bajas cis y trans andinas, y de igual manera, especies de bosques montanos cis y trans andinos.	Si el <i>P value</i> es menor al 5%, entre cada grupo de especies enfrentadas, se acepta el criterio de diferenciación de nicho ecológico.	Análisis de Varianza para Variables Múltiples MANOVA

Técnicas e Instrumentos de la Recolección de Datos

La recolección de datos se fundamentó tanto en el tipo de técnicas documentales, como en el tipo de técnicas de campo. En el primero de los casos, se empleó la revisión y análisis de literatura científica especializada donde se obtuvo principalmente datos de distribución de las especies del género *Bothrocophias* en los países Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y Brasil. Por otro lado, se utilizaron dos técnicas de campo: en referencia a la información disponible en los principales museos de Historia Natural del País (EPN, QCAZ, FHGO, MECN), la recolección de datos correspondió a la técnica de observación directa; mientras que en referencia a la información generada en base a especímenes depositados en otros países, se solicitó dicha información, a los Curadores de Cada Museo, al depositante respectivo, o a un especialista en cada País.

En ambos casos, la información recolectada responde a una matriz digital de registro, en la cual constan diez ítems que responden a la descripción taxonómica y geográfica de cada espécimen colectado, y es análoga con la información detallada en las Bases de Datos de reconocidos Museos de Historia Natural alrededor del mundo, entre ellos, KU, AF, AY, UTA, EPN, MECN, QCAZ, FHGO, FMNH. *Ver Anexos.*

En cuanto a la confiabilidad de la identificación taxonómica de cada espécimen depositado en los principales museos de historia natural del País, se revisó taxonómicamente cada uno de ellos, utilizando las Claves de Identificación para Serpientes Venenosas propuestas por Campbell y Lamar (2004), llevadas a una matriz de identificación física (ver Anexos). Por otro lado, para la verificación taxonómica de los especímenes depositados en museos de historia natural fuera del País, se acudió al criterio del Curador del museo en gestión, del depositante, o del especialista que cite al espécimen en alguna publicación científica.

Técnicas para el Procesamiento y Análisis de Datos

Taxas en Estudio

A partir de su reconocimiento en el año 2001, varios estudios han sustentado el origen monofilético del género *Bothrocophias* (Gutberlet y Campbell, 2001; Gutberlet & Harvey, 2002; Parkinson et al., 2002; Campbell & Lamar, 2004; Castoe & Parkinson, 2006; Fenwick et al., 2009). Paralelamente, las cinco especies que componen el género, han sido formalmente descritas, y su estado taxonómico es sustancialmente claro.

Dentro de la presente investigación han sido tratados todos los componentes del género *Bothrocophias*, a su saber: *Bothrocophias campbelli* FREIRE-LASCANO; *Bothrocophias colombianus* RENDAHL & VESTERGREN; *Bothrocophias hyoprora* AMARAL; *Bothrocophias microphthalmus* COPE; y, *Bothrocophias myersi* GUTBERLET & CAMPBELL. (Ver Anexo 3)

Tratamiento de la Información

Datos de Ocurrencia de las Especies

La información geográfica correspondiente a cada registro de ocurrencia de las especies del género *Bothrocophias*, ha sido unificada en el Sistema de Coordenadas Geográficas, de tal forma que tanto la latitud como la longitud se manejen en grados decimales.

Posteriormente ha sido ingresada en una base de datos digital. Las colecciones que carecen de coordenadas geográficas han sido reclasificadas de acuerdo a la capacidad de ser correctamente georeferenciadas en base a sus respectivos datos de colecta, en caso contrario han sido rechazadas.

La georeferenciación ha sido manejada mediante los programas ARCVIEW 3.2 (ESRI 1992-1996) y DIVA-GIS (Hijmans et al. 2004). Se han extraído los “outliers”, o datos extremos,

tanto geográficos como ambientales y con la ayuda de especialistas locales y extranjeros, literatura referente a sistemas ecológicos y formaciones vegetales, e imágenes satelitales de GOOGLE EARTH (Google Ink 2012), han sido aceptados, reubicados, o rechazados. Gran parte del tiempo empleado en el desarrollo de esta investigación ha sido dedicado a la verificación y afinación de cada una de las ocurrencias de las cinco especies en estudio, como se detalla a continuación:

Bothrocophias campbelli

Dentro de la colección de referencia de historia natural de los Museos FHGO, MECN y QCAZ, se revisaron 43 especímenes. Adicionalmente, se obtuvieron datos de ocurrencia de diez especímenes correspondientes a la colección de referencia de varios museos de historia natural, publicados en literatura especializada (Orcés 1948; Freire-Lascano 1991; Campbell & Lamar 1992; Schätti & Kramer 1993; Freire-Lascano & Kuch 2000). Reportando así, un total de 53 especímenes de *Bothrocophias campbelli*, pertenecientes a 22 localidades distribuidas en la vertiente del Pacífico en los Andes de Ecuador y Colombia.

Removiendo datos espacialmente autocorrelacionados, se obtuvo un total de 15 localidades de ocurrencia de alta representatividad. (Ver Figura 10)

Bothrocophias colombianus

Se obtuvieron datos de ocurrencia de 19 individuos de *Bothrocophias colombianus* pertenecientes a la colección de referencia del Museo de Historia Natural de la Universidad del Cauca (MHNUC), correspondientes a 5 localidades dentro del Municipio El Tambo. Adicionalmente, fueron georeferenciadas localidades de ocurrencia de esta especie, en base a reportes y mapas obtenidos en literatura científica, entre ellos, Campbell & Lamar (1989, 1992, 2004), Ayerbe (1995), Ayerbe et al. (2010).

Removiendo datos espacialmente autocorrelacionados, se obtuvo un total de once (11) localidades de ocurrencia. (Ver Figura 10)

Bothrocophias hyoprora

En la colección de referencia de los Museos de Historia Natural EPN, MECN, FHGO y QCAZ, fue revisado un total de 114 individuos de *Bothrocophias hyoprora*. Adicionalmente, se obtuvieron datos de ocurrencia de 52 especímenes correspondientes a la colección de referencia de varios museos de historia natural, extraídos tanto de sus bases de datos (FMNH, MCZ), como de literatura especializada (Amaral, 1894, 1929; Orcés, 1943, 1948; Touzet 1986; Campbell & Lamar, 1989, 2001, 2004; Fugler & De la Riva, 1990; Schätti y Kramer 1993; Carrillo & Icochea, 1995; Castoe & Parkinson, 2006; Bernarde et al., 2008; Bernarde, 2011). Obteniendo de esta manera, un total de 166 registros de ocurrencia.

Removiendo duplicados o datos espacialmente autocorrelacionados, se obtuvo un total de 40 localidades de ocurrencia de alta representatividad. (Ver Figura 9)

Bothrocophias myersi

Se obtuvo un total de 15 registros de ocurrencia de *Bothrocophias myersi* en literatura especializada (Campbell & Lamar, 2001, 2004; Ayerbe, 1995; Rangel 2004; Klinger, 2009; Ayerbe et al., 2010).

Removiendo datos espacialmente autocorrelacionados, se obtuvo un total de 14 localidades de ocurrencia de alta representatividad. (Ver Figura 10)

Bothrocophias microphthalmus

Dentro de la colección de referencia de los Museos de Historia Natural EPN, MECN, FHGO y QCAZ, se revisó un total de 23 individuos pertenecientes a esta especie. Adicionalmente, se obtuvieron datos de ocurrencia de 39 especímenes correspondientes a la colección de referencia de varios museos de historia natural, extraídos de literatura especializada (Campbell & Lamar, 1992; Schätti y Kramer 1993; Freire-Lascano y Kuch, 1995; Castro et

al., 2005; Harvey et al., 2005; Castoe & Parkinson, 2006). Obteniendo de esta manera, un total de 62 registros de ocurrencia de *Bothrocophias microphthalmus* en Sudamérica.

Removiendo duplicados o datos espacialmente autocorrelacionados, se estableció un total de 34 localidades de ocurrencia de alta representatividad. (Ver Figura 9)

Datos Ambientales

En el presente estudio se ha utilizado la serie de capas ambientales WorldClim, generadas para el tiempo presente (1950-2000), y diseñadas con una resolución espacial aproximada de 1 km (Hijmans et al., 2005).

Diecinueve capas ambientales WorldClim han sido obtenidas del portal <http://www.worldclim.org/current>, visited 07/07. A continuación se enumeran dichas capas ambientales: 1) BIO1 - Temperatura Media Anual; 2) BIO2 - Media del Rango Diurno; 3) BIO3 - Isothermality; 4) BIO4 - Estacionalidad de la Temperatura; 5) BIO5 - Temperatura Máxima del Período más Cálido; 6) BIO6 - Temperatura Mínima del Período más Frío; 7) BIO7 - Rango de Temperatura Anual; 8) BIO8 - Temperatura Media del Cuarto más Húmedo; 9) BIO9 - Temperatura Media del Cuarto más Seco; 10) BIO10 - Temperatura Media del Cuarto más Cálido; 11) BIO11 - Temperatura Media del Cuarto más Frío; 12) BIO12 - Precipitación Anual; 13) BIO13 - Precipitación del Mes más Húmedo; 14) BIO14 - Precipitación del Mes más Seco; 15) BIO15 - Estacionalidad de la Precipitación; 16) BIO16 - Precipitación del Cuarto más Húmedo; 17) BIO17 - Precipitación del Cuarto más Seco; 18) BIO18 - Precipitación del Cuarto más Cálido; y 19) BIO19 - Precipitación del Cuarto más Frío.

Cabe aclarar que “Cuarto” se refiere a un periodo de tres meses. Por otro lado, *Isothermality* se podría interpretar como la uniformidad de la temperatura en el transcurso de un año, adicionalmente, según Park Williams del *UC Santa Barbara Department of Geography*, esta variable asume cuán grande es la oscilación de la temperatura día-noche en relación a la oscilación verano-primavera.

Modelamientos de Nicho Ecológico

Los Modelos de Nicho Ecológico fueron generados con el método de solo-presencia basado en el enfoque de máxima entropía (MAXENT; Philips et al., 2006), el mismo que ha probado ser efectivo en el modelamiento de la distribución de especies, en comparación con algoritmos alternativos (*ver* Ellith et al., 2006). Durante el diseño de los Modelos de Nicho Ecológico fueron utilizados valores predeterminados recomendados para el umbral de convergencia (10^{-5}) y un número máximo de iteraciones (500).

Las capas ambientales WorldClim han sido transformadas al formato “ASCII”, para ser reconocidas posteriormente por el software MAXENT, de igual manera, su extensión fue modificada acorde al territorio geográfico necesario para cada especie; de esta manera, para las especies de gran distribución como *Bothrocophias hyoprora* y *B. microphthalmus* se utilizaron capas ambientales en una extensión que abarca América Central y América del Sur (a excepción de Argentina y Chile); para la especie *Bothrocophias campbelli* se utilizaron capas ambientales en una extensión que abarca el territorio político de Colombia, Ecuador y Perú; para la especie *Bothrocophias myersi* fueron utilizadas capas cuya extensión corresponde al territorio político de Colombia y Ecuador; finalmente, para la especie *Bothrocophias colombianus* se utilizaron capas ambientales referentes al territorio político de Colombia.

Algunos autores seleccionan una serie muy pequeña de variables ambientales, previo a su utilización (Huntly et al., 1995), en ésta investigación se ha preferido incluir más dimensiones, de esta manera, la serie de variables utilizada por cada especie se describe a continuación:

Bothrocophias campbelli

Previo al modelamiento de esta especie, se construyó un árbol de correlación global incluyendo las 19 variables ambientales del territorio Colombia-Ecuador-Perú, utilizando el método UPMGA en BioMapper 4.0 (Hirzel et al. 2007), mediante el cual se determinaron variables altamente correlacionadas ($r^2 > 0.85$), las mismas que fueron posteriormente excluidas.

En consecuencia, el MNE de *Bothrocophias campbelli* se diseñó en base a 13 variables ambientales correspondientes al territorio Colombia-Ecuador-Perú: Bio 4, Bio 18, Bio 15, Bio 3, Bio 1, Bio 8, Bio 5, Bio 17, Bio 14, Bio 6, Bio 7, Bio 10 y Bio 9.

Bothrocophias myersi

Previo al modelamiento de esta especie se construyó un árbol de correlación global incluyendo las 19 variables ambientales del territorio Colombia-Ecuador, utilizando el método UPMGA en BioMapper 4.0 (Hirzel et al. 2007), mediante el cual se determinaron variables altamente correlacionadas ($r^2 > 0.85$), las mismas que fueron posteriormente excluidas.

A razón de ello, el MNE de *Bothrocophias myersi* se diseñó en base a 12 variables ambientales correspondientes al territorio Colombia-Ecuador: Bio 12, Bio 19, Bio 7, Bio 16, Bio 13, Bio 4, Bio 6, Bio 2, Bio 18.

Bothrocophias colombianus

Precio al modelamiento de esta especie, se construyó un árbol de correlación global incluyendo las 19 variables ambientales de Colombia, utilizando el método UPMGA en BioMapper 4.0 (Hirzel et al. 2007), mediante el cual se determinaron variables altamente correlacionadas ($r^2 > 0.85$), las mismas que fueron posteriormente excluidas.

Finalmente, el MNE de *Bothrocophias colombianus* se diseñó en base a 9 variables ambientales correspondientes a Colombia: Bio 7, Bio 19, Bio 4, Bio 6, Bio 3, Bio 14, Bio 2, Bio 15, Bio 17.

Los Modelos de Nicho Ecológico de las especies de amplia distribución, *Bothrocophias hyoprora* y *Bothrocophias microphthalmus* han sido diseñados con la serie de 19 variables ambientales WorldClim correspondientes a Centroamérica y Sudamérica Septentrional.

Evaluación de los Modelos de Nicho Ecológico

Los MNE pueden ser evaluados en base a datos de evaluación y en base a técnicas estadísticas. De acuerdo a los datos de evaluación, existen tres escenarios: 1) pueden ser datos *independientes*, si los datos de evaluación son excluidos para realiza el modelamiento; 2) datos *dependientes*, si se utiliza los mismos datos para el diseño y para la evaluación del modelo; este tipo de validación no está recomendado debido principalmente a su carácter de sobre-optimista; y 3) *remuestreo*.- considera principalmente dos técnicas, *Bootstrapping* y *Jackknife* (Validación Cruzada), los mismos que tiene como ventaja el hecho de no sacrificar los datos para el modelamiento. Por otro lado, las técnicas estadísticas son utilizadas bajo el enfoque de la discriminación y la calibración de nuestros modelos.

Cuando se trabaja con MNE es frecuente encontrarse con dos tipos de error: 1) *error de comisión*.- se refiere al error cometido cuando el modelo predice un área donde la especie no ha sido reportada y no podría existir, estos casos son también conocidos como Falso Positivos; y 2) *error de omisión*.- contempla el error asumido cuando el modelo no predice un área donde la especie si ha sido reportada, estos casos toman el nombre de Verdaderos Negativos. En consecuencia, también existen dos casos de acierto: 1) cuando el MNE predice un área donde la especie si ha sido reportada, a estos caos se los denomina Verdaderos Positivos; y 2) cuando el MNE no predice un área donde la especie no ha sido reportada y podría serlo, a estos casos se los conoce como Falsos Negativos. (Ver Figura 1)

		Observaciones	
		+	-
Predicciones	+	Correcto	Falso Positivo (comisión)
	-	Falso Negativo (omisión)	Correcto

Figura 1. Errores cometidos durante los modelamientos de distribución de especies.

La exactitud de un MNE podría definirse en función de su sensibilidad y su especificidad de predicción. La sensibilidad no es otra cosa sino la fracción de Verdaderos Positivos, es decir, el resultado de calcular: verdaderos positivos / (verdaderos positivos + falsos negativos). Por otro lado, la especificidad resultaría de calcular $1 - \text{fracción de Falsos Positivos}$ (falsos positivos / (falsos positivos + falsos negativos) (Brugueño et al., 1995; Ullibbarri & Fernández, 1998).

Uno de los estadísticos utilizados con mayor frecuencia en la validación de los MNE es el análisis de la curva Característica Operativa del Receptor (ROC por sus siglas en inglés), la misma que representa todos los posibles pares sensibilidad/especificidad resultantes de la variación continua de los puntos de corte en todo el rango de resultados observados. Una prueba con discriminación perfecta, tiene una curva ROC que pasará justo en el punto donde la sensibilidad y la especificidad toman sus valores máximos (Sens = 1 y Espec = 1). La mejor forma de interpretar la curva ROC, es calculando el Área Bajo la Curva (AUC por sus siglas en inglés); el AUC representa la probabilidad de que la predicción para una observación de presencia sea más grande que la predicción para una observación de ausencia. Como el AUC es una porción del área de 1^2 , su dimensión se encuentra entre cero y uno, siendo uno la mejor clasificación. (Brugueño et al., 1995; Fawcet, 2004; Philips et al., 2004)

Los MNE de las especies distribuidas al oriente de la Cordillera de los Andes, *Bothrocophias hyoprora* y *Bothrocophias microphthalmus*, cuya ocurrencia es superior a 25 localidades, fue evaluado en base al análisis de la curva ROC, en cuya AUC indica alta exactitud (AUC > 90%) en cada uno de los modelos, mostrando una alta confiabilidad de los MNE para cada una de estas especies.

Adicionalmente, los MNE en esta investigación asumieron otro estadístico de evaluación

Los Modelamientos de Nicho Ecológico de las especies distribuidas al occidente de los Andes, *Bothrocophias campbelli*, *B. colombianus* y *B. myersi*, cuyos registros se basan en un número menor a 25 ocurrencias, necesitaron ser evaluados bajo la técnica estadística de Validación-Cruzada o Jackknife “One-Leave-Out”, utilizado para evaluar modelos cuando los reportes de ocurrencia son escasos (Paerson et al., 2007). Pearson et al., desarrollan esta validación estadística, en la cual cada localidad de ocurrencia es removida por una vez del

conjunto de datos, construyendo de esta manera un modelo con $n-1$ localidades. En consecuencia, para n localidades de ocurrencia, serán generados separadamente n modelos de prueba. Los MNE de las tres especies occidentales, cuyos datos de ocurrencia son menores a 25, después de ser evaluados bajo el análisis Jackknife “One-Leave-Out”, fueron estadísticamente significativos ($P\text{ value} < 0,05$).

Adicionalmente, los MNE en esta investigación asumieron otro estadístico de validación e interpretación que permite distinguir áreas idóneas de no idóneas a partir de un umbral de determinación sobre el cual un modelo es considerado una predicción de presencia de la especie (Peterson et al., 2007). Esta técnica es una prueba de significancia de la predicción que utiliza un test binomial de omisión, proporcionando de esta manera algunos umbrales estadísticos, generados automáticamente por MAXENT (Philips, 2006).

Análisis de Patrones Biogeográficos

A partir de los datos de ocurrencia de las cinco especies del género *Bothrocophias*, se generó un archivo de datos espaciales tratados en conjunto con las Variables Ambientales WorldClim dentro del software DIVA-GIS (Hijmans et al. 2004), extrayendo los valores de las 19 Variables Ambientales correspondientes a cada una de las especies estudiadas, en función de cada uno de sus registros de ocurrencia.

Con tal cantidad de datos, se condujo un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), con todos los miembros existentes del género *Bothrocophias*, con el objetivo de analizar en conjunto la divergencia en el espacio ambiental entre todas las especies. El PCA es una técnica estadística de reducción dimensional, es decir, permite analizar simultáneamente conjuntos de datos multivariados, considerando que hay diversas variables medidas para cada espécimen u objeto de estudio. El PCA permite reducir dicha cantidad de variables en un número menor, perdiendo la menor cantidad de información posible. Varios autores han utilizado esta técnica en estudios ecológicos (Ej. Ron & Pramuk, 1999; Hernández et al., 2000; Menéndez-Guerrero, 2001; Graham et al., 2004).

Con el fin de determinar si la separación en el espacio ambiental es estadísticamente significativa, luego del PCA, se condujo un análisis de varianza para variables múltiples

(MANOVA), en el cual las especies fueron el “fixed factor” y los valores del eje del PCA fueron las variables dependientes.

CAPÍTULO IV

RESULTADOS

Presentación de Resultados

Modelamiento de Nicho Ecológico

***BOTHROCOPHIAS CAMPBELLI* (FREIRE-LASCANO, 1991)**

El MNE de *Bothrocophias campbelli* probó ser altamente predictivo, y su significancia estadística fue confirmada mediante el análisis Jackknife “Leave-One-Out” (Pearson et al., 2007). Considerando los 15 modelos desarrollados para n-1 localidades de ocurrencia, el éxito de predicción se reflejó en 12 de ellas ($Pvalue < 0,001$). Estos resultados fueron obtenidos en base a predicciones binarias de presencia-ausencia establecidas a partir del umbral *Minimum Training Presence* aplicado en cada uno de los casos.

Cuando todas las localidades de ocurrencia fueron utilizadas, el modelo final fue altamente predictivo, bajo el umbral *Minimum Training Presence*, las 15 ocurrencias fueron exitosamente predichas. El umbral bajo el cual se diseñó un MNE binario para *Bothrocophias campbelli* es el mismo umbral conservativo elegido previamente cuyo valor corresponde a 40,2 y reduce a 0 el error de omisión.

El MNE de *Bothrocophias campbelli* fue posteriormente delimitado por una elevación entre 800 y 2200 msnm. Este rango de distribución se asumió en función a datos publicados sobre su distribución altitudinal.

Distribución Geográfica

El modelo de nicho ecológico de *Bothrocophias campbelli* se extiende a lo largo de la vertiente del Pacífico en los Andes septentrionales, en Colombia, Ecuador y Perú, como se muestra en la *Figura 2*.

Latitudinalmente el MNE se extiende desde el Nudo de Pasto, Colombia, en el norte (aprox. 1°30'N), continúa por la vertiente del Pacífico, en toda la Cordillera Occidental y posteriormente en la Cordillera Real, en Ecuador; para encontrar un límite al sur, hacia el contrafuerte del Cerro San Pedro (aprox. 5°30'S), en Piura, Perú.

El MNE de esta especie se muestra longitudinalmente muy comprimido. Entre 0°30'N y 0°30'S el modelo alcanza su mayor holgura, con una amplitud que difícilmente supera los 50 km. Tanto hacia el norte como hacia el sur de dicho rango, el modelo se convierte en una estrecha franja geográfica, mostrando una importante relación con la drástica depresión que sufre la Cordillera Occidental hacia las tierras bajas del litoral ecuatoriano.

A nivel político, el MNE de *Bothrocophias campbelli* se extiende sobre, COLOMBIA: en el departamento Nariño (municipio de Barbacoas); ECUADOR: en las provincias Carchi (cantones: Tulcán, Mira), Esmeraldas (cantones: San Lorenzo, Eloy Alfaro, Quinindé), Imbabura (cantones: Ibarra, San Miguel de Urcuquí, Cotacachi), Pichincha (cantones: Quito, Pedro Vicente Maldonado, San Miguel de los Bancos, Mejía), Santo Domingo (cantón Santo Domingo), Cotopaxi (cantones: Sigchos, La Maná, Pujilí, Pangua), Bolívar (cantones: Guaranda, Las Naves, Echeandía, Caluma, Chimbo, San Miguel, Chillanes) Los Ríos (cantones: Ventanas, Urdaneta, Montalvo), Chimborazo (cantones: Pallatanga, Alausí, Cumandá, Chunchi), Guayas (cantones El Triunfo, Naranjal), Cañar (cantones: Cañar, La Troncal), Azuay (Cuenca, Santa Isabel, Pucará), El Oro (cantones: El Guabo, Pasaje, Zaruma Chilla, Atahualpa, Victoria, Santa Rosa, Piñas, Marcabeli, Las Lajas), Loja (Chaguarpamba, Paltas, Puyango, Pindal, Célica, Sozoranga, Macará); PERÚ: en el departamento Piura (provincias: Ayabaca, Morropón).

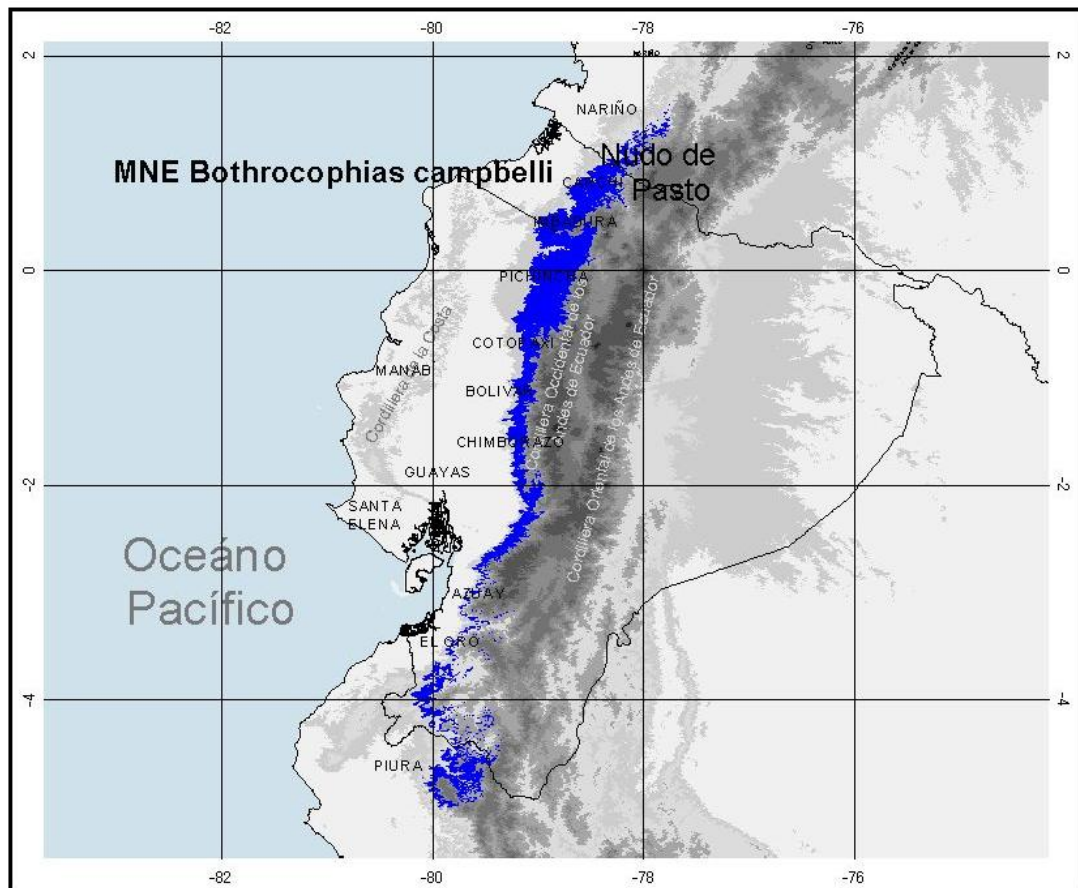


Figura 2. Modelamiento de Nicho Ecológico para la especie *Bothrocophias campbelli*.

De acuerdo a la clasificación de las ecoregiones terrestres propuesta por Olson et al. (2001-2003), el Modelo de Nicho Ecológico de *Bothrocophias campbelli* se extiende a lo largo de dos ecoregiones andinas importantes: 1) *Northwestern Andean Montane Forests*.- considerada una de las regiones más diversas y con un considerable record de especies endémicas de flora y fauna. Aproximadamente el 78% del Área total del MNE de *Bothrocophias campbelli* se encuentra dentro de esta ecoregión; abarcando la vertiente del Pacífico, iniciando en el Nudo de Pasto, y atravesando toda la Cordillera Occidental Ecuatoriana; 2) *Eastern Cordillera Real Montane Forests*.- se caracteriza principalmente por estar considerada como el más grande filtro geológico-topográfico en los Andes Centrales, afectando la migración biótica y la especiación andina. Su clima y biogeografía se ven influenciados por las tierras bajas amazónicas, por las áreas montañosas al sur de Ecuador, los drenajes del Pacífico y los valles secos interandinos. Aproximadamente el 22% del Área

total del MNE de *B. campbelli* corresponde a ésta ecoregión; comprendiendo principalmente el sur de Ecuador y el Norte de Perú.

Distribución Ambiental

Bothrocophias campbelli habita en áreas ambientalmente distribuidas entre 17,01° C y 22,71°C ($\bar{x} = 19,3^{\circ} \text{C} \pm 1,95$) referentes a la Temperatura Media Anual; y entre 1187 mm y 4420 mm ($\bar{x} = 2253,53 \text{ mm} \pm 853,18$) de Precipitación Anual. Los valores correspondientes a las demás variables que rigen el espacio ambiental de esta especie se detallan a continuación, en la *Tabla 4*.

Tabla 4. Distribución de *Bothrocophias campbelli* en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.

Variables Ambientales WorldClim	<i>Bothrocophias campbelli</i>				
	Min	Max	Rango	\bar{X}	Desv. Estand.
BIO 1	17.01	22.71	5.70	19.30	1.95
BIO 2	7.98	11.18	3.20	9.66	0.96
BIO 3	79.04	92.28	13.24	85.91	3.34
BIO 4	15.83	54.78	38.95	27.46	10.04
BIO 5	22.60	29.20	6.60	24.88	2.05
BIO 6	10.90	16.70	5.80	13.64	2.15
BIO 7	9.50	12.50	3.00	11.24	0.95
BIO 8	17.20	22.57	5.37	19.50	1.93
BIO 9	16.83	22.73	5.90	19.15	1.97
BIO 10	17.27	23.00	5.73	19.65	2.00
BIO 11	16.73	22.52	5.78	19.03	1.94
BIO 12	1187.00	4420.00	3233.00	2253.53	853.18
BIO 13	203.00	570.00	367.00	359.60	97.33
BIO 14	7.00	199.00	192.00	53.80	45.25
BIO 15	22.63	94.66	72.02	67.29	17.36
BIO 16	578.00	1620.00	1042.00	1021.73	279.60
BIO 17	34.00	762.00	728.00	208.67	171.01
BIO 18	90.00	1470.00	1380.00	875.13	338.53
BIO 19	43.00	1236.00	1193.00	411.07	305.06

***BOTHROCOPHIAS COLOMBIANUS* (RENDAHL & VESTERGREN, 1940)**

Utilizando el análisis jackknife “leave-one-out” propuesto por Pearson et al. (2007), el MNE de *Bothrocophias colombianus* probó ser altamente predictivo y estadísticamente significativo. De esta manera, en los once modelos desarrollados para $n-1$ localidades de ocurrencia, el éxito de predicción fue contundente, ya que, cada una de las localidades extraídas ordenadamente en cada modelamiento, fue positivamente predicha ($Pvalue < 0,001$). Dichos resultados, fueron obtenidos en base a predicciones binarias de presencia/ausencia establecidas a partir del umbral *10 Percentil Training Presence* aplicado en cada uno de los casos.

Cuando todas las localidades de ocurrencia fueron empleadas, el modelo final fue altamente predictivo, bajo el contundente umbral *10 Percentil Training Presence*, las once ocurrencias fueron predichas exitosamente. El umbral corresponde a 46,4; aceptando una tasa de omisión en la construcción del 9.1%.

El MNE de *Bothrocophias colombianus* fue delimitado por elevación entre los rangos 1000 y 2500 msnm. Este rango de distribución se asumió en función a datos publicados sobre su distribución altitudinal.

Distribución Geográfica

El MNE de *Bothrocophias colombianus* corresponde al extremo austral de la Cordillera Occidental de los Andes colombianos, tanto en la vertiente occidental como en un área mínima de la vertiente oriental de dicha ramal andino, como se observa en la *Figura 3*.

Latitudinalmente el MNE se extiende desde aproximadamente 3°00' N, en su límite norte, coincidiendo con la frontera territorial entre los Departamentos Cauca y Valle del Cauca, hasta aproximadamente 2°06' N, al sur, ocupando los bosques húmedos montanos no solo de ambas vertientes, sino también parte del Altiplano de Popayán. El MNE de *Bothrocophias colombianus* se despliega paralelamente a un importante puente geográfico entre la Cordillera Occidental y la Cordillera Central, el mismo que es responsable de la división entre el Valle del río Patía con el Valle del río Cauca.

A nivel político, el MNE se restringe al Departamento del Cauca, y se extiende sobre los municipios López de Micay y Timbiquí (zona occidental); Buenos Aires (zona norte); El Tambo, Morales, Cajibío, Timbio, Rosas, Popayán y Sotara (zona central); Patía y Argelia (zona sur).

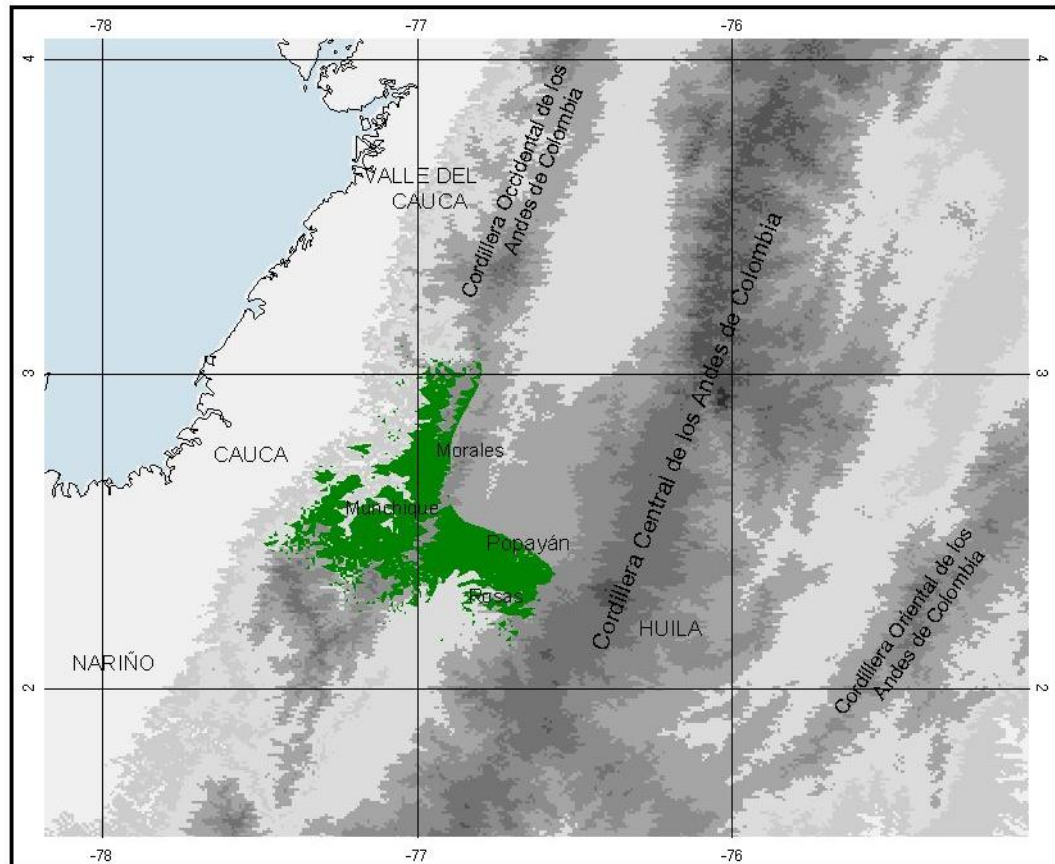


Figura 3. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie *Bothrocophias colombianus*.

De acuerdo a la clasificación de las ecoregiones terrestres propuesta por Olson et al. (2001-2003), el MNE de *Bothrocophias colombianus* se solapa con dos de ellas: 1) Bosque Montano de los Andes Noroccidentales, donde se ubica la mayor área del MNE de *B. colombianus*; y 2) Bosque Montano del Valle del Cauca, con la cual el MNE de esta serpiente, se solapa en un área mínima.

Distribución Ambiental

Bothrocophias colombianus habita en áreas ambientalmente distribuidas entre 16,63° C y 20,70° C ($\bar{x} = 19,08^\circ \text{C} \pm 1,25$) referentes a la Temperatura Media Anual; y entre 2748 mm y 3267 mm ($\bar{x} = 2953,2 \text{ mm} \pm 154,13$) de Precipitación Anual. Los valores correspondientes a las demás variables que rigen el espacio ambiental de esta especie se detallan a continuación, en la *Tabla 5*.

Tabla 5. Distribución de *Bothrocophias colombianus* en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.

Variables Ambientales WorldClim	<i>Bothrocophias colombianus</i>				
	Min	Max	Rango	\bar{X}	Desv. Estand.
BIO 1	16.63	20.70	4.08	19.08	1.25
BIO 2	10.83	11.06	0.23	10.99	0.07
BIO 3	82.77	86.67	3.90	84.81	1.08
BIO 4	23.92	28.56	4.64	25.90	1.68
BIO 5	23.20	27.70	4.50	25.89	1.34
BIO 6	10.70	14.50	3.80	12.93	1.16
BIO 7	12.50	13.20	0.70	12.96	0.20
BIO 8	16.23	20.33	4.10	18.74	1.26
BIO 9	16.78	20.90	4.12	19.20	1.24
BIO 10	16.83	21.00	4.17	19.31	1.25
BIO 11	16.23	20.33	4.10	18.74	1.26
BIO 12	2748.00	3267.00	519.00	2953.18	154.13
BIO 13	378.00	461.00	83.00	399.09	24.40
BIO 14	80.00	110.00	30.00	97.18	8.66
BIO 15	35.78	43.30	7.52	39.76	2.34
BIO 16	1019.00	1262.00	243.00	1086.36	72.40
BIO 17	319.00	411.00	92.00	367.73	31.13
BIO 18	407.00	798.00	391.00	588.73	178.79
BIO 19	1019.00	1262.00	243.00	1086.36	72.40

***BOTHROCOPHIAS HYOPRORA* (AMARAL, 1935)**

Utilizando el análisis de la curva ROC, el MNE de *Bothrocophias hyoprora* fue evaluado como una predicción de alta exactitud, utilizando un 25% de localidades de ocurrencia independientes de los datos de construcción del modelo (AUC Datos de Evaluación = 0,943).

Una vez evaluado, el MNE fue construido con el 100% de las localidades de ocurrencia y posteriormente convertido en un modelo binario a partir del contundente Umbral *10 Percentil*, con un valor de 16,9 y una tasa de omisión en la construcción del 12,1%.

El MNE de *Bothrocophias hyoprora* fue delimitado por la variable elevación, comprendida entre los rangos 0 y 1300 msnm. Este rango de distribución se asumió en función a datos publicados sobre su distribución altitudinal.

Distribución Geográfica

El Modelo de Nicho Ecológico de *Bothrocophias hyoprora* se extiende en el pie de monte de la vertiente oriental de los Andes y el bosque húmedo tropical de tierras bajas en la Amazonía, en los países de Venezuela, Colombia, Ecuador, Perú, Brasil y Bolivia como se observa en la *Figura 4*.

Latitudinalmente, el MNE de esta especie se extiende aproximadamente desde 7°30'N, en la frontera Colombo-Venezolana en el Departamento de Táchira, en Venezuela; continúa en dirección sur, por los estrechos bosques húmedos de la Cordillera Oriental en Colombia, ocupa todas las provincias amazónicas de Ecuador, y se continúa por toda la base andina oriental de Perú, para encontrarse un límite ecológico en Bolivia, en el extremo norte del departamento El Beni, aproximadamente a 15°42'S.

En sentido Longitudinal, su extremo occidental se sitúa en la provincia Morona Santiago en Ecuador, y atraviesa los bosques húmedos de la Amazonía hasta llegar por el norte a la cuenca del río Negro en Venezuela, mientras que por el sur, se extiende hasta el estado de Pará en Brasil.

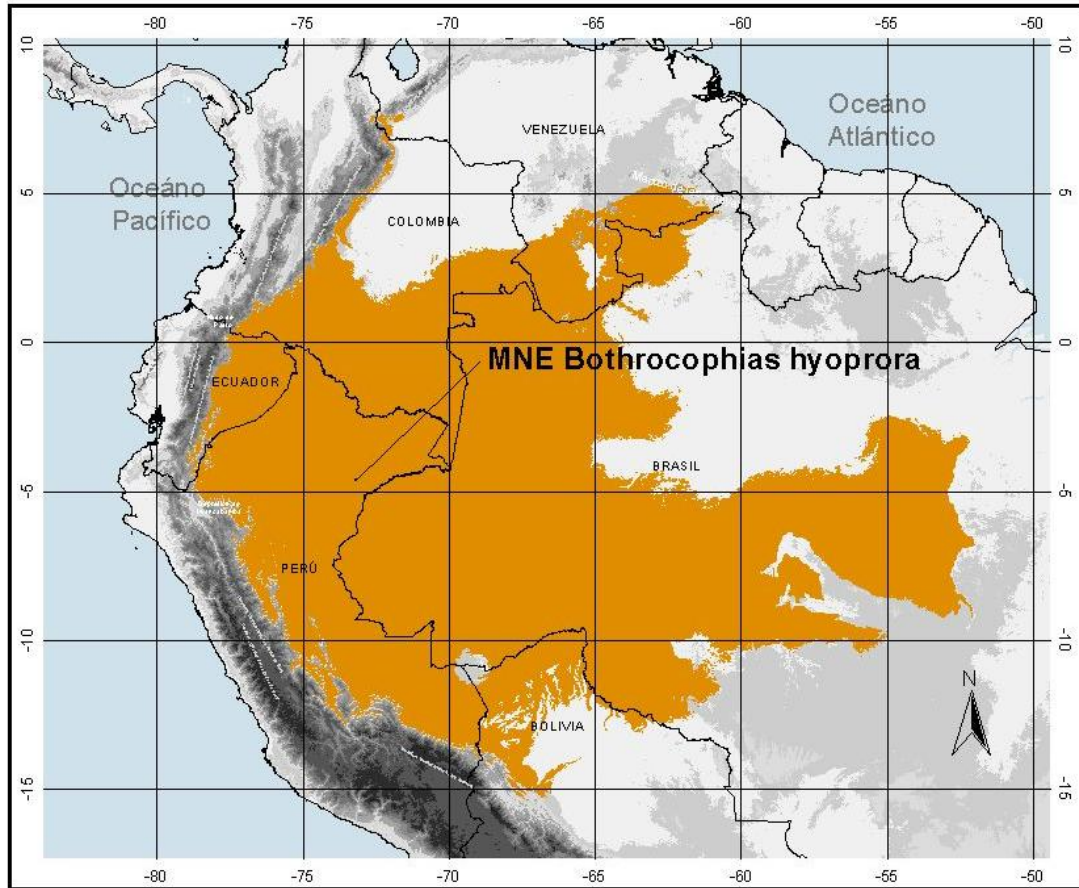


Figura 4. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie *Bothrocophias hyoprora*.

De acuerdo a Olson et al. (2001-2003), el MNE de *Bothrocophias hyoprora* se solapa con las siguientes ecoregiones terrestres: 1) Bosque Montano de los Andes de Venezuela; 2) Bosque Montano de la Cordillera Oriental; 3) Llanos; 4) Bosque Húmedo Caquetá; 3) Varzeá de Purus; 4) Bosque Húmedo Napo; 5) Bosque Montano de la Cordillera Real Oriental; 6) Bosque Húmedo Salomões-Jupurá; 7) Varzeá de Iquitos; 8) Bosque Húmedo Suroccidental del Amazonas; 9) Bosque Húmedo de Ucayali; 10) Yungas Bolivianas; 11) Bosque Húmedo Juruá-Purus; 12) Bosque Húmedo Purus-Madeira; 13) Varzeá de Monte Alegre; 14) Bosque Húmedo Madeira-Tapajós; 15) Bosque Húmedo Tapajós- Xingu; 16) Bosque Húmedo Japurá-Solimões-Negro; 17) Campinarana Río Negro; 18) Bosque Húmedo Río Negro; 19)

Bosque Húmedo de Tierras Bajas y Pie de Monte de Guyana; 20) Bosque Húmedo de Tierras Altas de Guyana; 21) Bosque Húmedo Negro-Branco.

Distribución Ambiental

Bothrocophias hyoprora habita en áreas ambientalmente distribuidas entre 20,33° C y 26,87°C ($\bar{x} = 24,93^\circ \text{C} \pm 1,58$) referentes a la Temperatura Media Anual; y entre 1659 mm y 4327 mm ($\bar{x} = 2953,3 \text{ mm} \pm 649,5$) de Precipitación Anual. Los valores correspondientes a las demás variables que rigen el espacio ambiental de esta especie se detallan a continuación, en la *Tabla 6*.

Tabla 6. Distribución de *Bothrocophias hyoprora* en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.

Variables Ambientales WorldClim	<i>Bothrocophias hyoprora</i>				
	Min	Max	Rango	\bar{X}	Desv. Estand.
BIO 1	20.33	26.87	6.54	24.93	1.58
BIO 2	8.69	12.89	4.20	9.90	0.75
BIO 3	68.82	89.75	20.93	83.73	5.36
BIO 4	28.93	116.04	87.11	52.47	14.35
BIO 5	26.20	34.30	8.10	30.95	1.74
BIO 6	13.20	22.20	9.00	19.03	1.81
BIO 7	10.10	18.50	8.40	11.91	1.67
BIO 8	19.98	26.82	6.83	24.74	1.64
BIO 9	20.45	27.62	7.17	24.93	1.52
BIO 10	20.73	28.00	7.27	25.49	1.62
BIO 11	19.77	26.52	6.75	24.22	1.56
BIO 12	1659.00	4327.00	2668.00	2953.03	649.49
BIO 13	231.00	501.00	270.00	336.38	58.53
BIO 14	8.00	294.00	286.00	157.85	69.53
BIO 15	9.54	73.11	63.57	26.62	15.80
BIO 16	620.00	1416.00	796.00	950.47	177.78
BIO 17	53.00	942.00	889.00	520.36	207.98
BIO 18	263.00	1064.00	801.00	677.92	178.24
BIO 19	91.00	1297.00	1206.00	757.30	299.90

***BOTHROCOPHIAS MICROPHTHALMUS* (COPE, 1875)**

EL MNE de *Bothrocophias microphthalmus* mediante el análisis de la curva ROC, probó ser una predicción de alta exactitud, utilizando el 25% de localidades de ocurrencia independientes de los datos de construcción del modelo (AUC Datos de Evaluación = 0,967).

Considerando tan importante confiabilidad, se procedió a construir nuevamente el MNE con el 100% de localidades de ocurrencia. Posteriormente, se convirtió a éste en un modelo binario a partir del Umbral *Maximum training sensitivity plus specificity*, con un valor de 23,06 y una tasa de omisión de la construcción del 5,9%.

El MNE de *Bothrocophias microphthalmus* fue delimitado por la variable elevación, entre los rangos 800 y 2500 msnm. Este rango de distribución se asumió en función a datos publicados sobre su distribución altitudinal.

Distribución Geográfica

El MNE de *Bothrocophias microphthalmus* se extiende en los bosques húmedos montanos de la Cordillera Oriental de los Andes desde la frontera Colombo-Venezolana al norte, hasta Santa Cruz en Bolivia. Es sin lugar a duda, la especie de *Bothrocophias* de mayor rango geográfico, desde el punto de vista latitudinal; no obstante, desde el punto de vista longitudinal, es notable lo estrecho que se mantiene su rango de distribución, en toda su extensión, inclusive existen zonas donde su rango parece truncarse geográficamente, como se muestra en la *Figura 5*.

Latitudinalmente, el MNE se extiende desde 7°10'N, en la cabecera del río Arauca; desplazándose hacia el sur, por toda la ladera oriental de la Cordillera Oriental en Colombia, Ecuador, Perú y Bolivia, llegando a las latitudes más meridionales alcanzadas por el Género, a los 18°25'S.

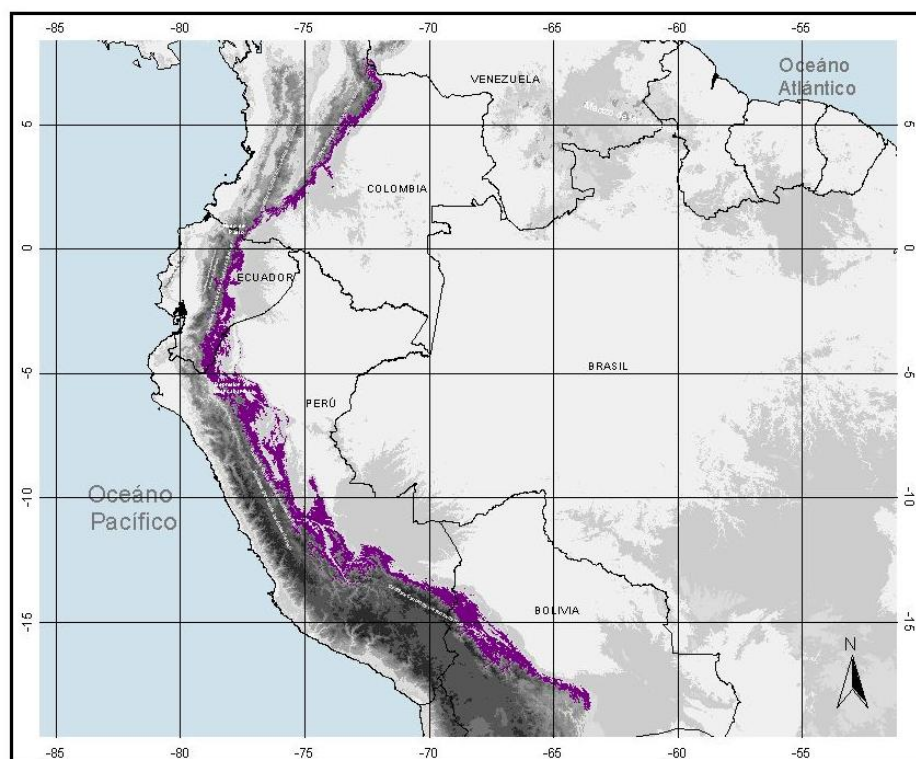


Figura 5. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie *Bothrocophias microphthalmus*.

De acuerdo a la clasificación de ecoregiones terrestres propuesta por Olson et al. (2001-2003), el MNE de *Bothrocophias microphthalmus* se solapa con las siguientes ecoregiones: 1) Bosque Húmedo de la Cordillera Oriental; 2) Bosque Montano de la Cordillera Real Oriental; 3) Yungas Peruanas; 4) Bosque Húmedo Napo; 5) Bosque Húmedo Ucayali; 6) Yungas Bolivianas.

Distribución Ambiental

Bothrocophias microphthalmus habita en áreas ambientalmente distribuidas entre 16,78° C y 24,57° C ($\bar{x} = 21,16^\circ \text{C} \pm 2,12$) referentes a la Temperatura Media Anual; y entre 767 mm y 4791 mm ($\bar{x} = 2110,3 \text{ mm} \pm 843,33$) de Precipitación Anual. Los valores correspondientes a las demás variables que rigen el espacio ambiental de esta especie se detallan más adelante, en la *Tabla 7*.

Tabla 7. Datos promedio de las variables utilizadas para definir el espacio ambiental de *Bothrocophias microphthalmus*.

Variables Ambientales WorldClim	<i>Bothrocophias microphthalmus</i>				
	Min	Max	Rango	\bar{X}	Desv. Estand.
BIO 1	16.78	24.57	7.79	21.16	2.12
BIO 2	8.73	15.18	6.45	11.19	1.53
BIO 3	67.61	87.73	20.12	79.41	5.53
BIO 4	32.04	192.97	160.93	73.69	36.33
BIO 5	24.00	32.10	8.10	28.15	2.05
BIO 6	6.50	17.40	10.90	14.02	2.73
BIO 7	10.60	19.00	8.40	14.14	2.01
BIO 8	16.83	25.47	8.63	21.36	2.25
BIO 9	15.57	23.65	8.08	20.63	2.15
BIO 10	17.52	25.60	8.08	21.96	2.19
BIO 11	15.57	23.65	8.08	20.20	2.08
BIO 12	767.00	4791.00	4024.00	2110.30	843.33
BIO 13	105.00	740.00	635.00	285.98	130.25
BIO 14	17.00	193.00	176.00	85.68	46.80
BIO 15	13.81	58.24	44.43	38.99	16.21
BIO 16	307.00	2026.00	1719.00	786.05	359.46
BIO 17	61.00	599.00	538.00	289.70	141.88
BIO 18	190.00	1112.00	922.00	531.70	213.71
BIO 19	67.00	1999.00	1932.00	451.70	386.95

***BOTHROCOPHIAS MYERSI* (GUTBERLET & CAMPBELL, 2001)**

Utilizando el análisis jackknife “leave-one-out” propuesto por Pearson et al. (2007), el MNE de *Bothrocophias myersi* probó ser altamente predictivo y estadísticamente significativo. De esta manera, en los 15 modelos desarrollados con $n-1$ localidades de ocurrencia, el éxito de predicción fue contundente, ya que, 13 de las 15 localidades extraídas ordenadamente en cada modelamiento, fueron positivamente predicha ($Pvalue < 0,001$). Dichos resultados, fueron obtenidos en base a predicciones binarias de presencia/ausencia establecidas a partir del umbral *10 Percentil Training Presence* aplicado en cada uno de los casos.

Cuando todas las localidades de ocurrencia fueron empleadas, el modelo final fue altamente predictivo, bajo el contundente umbral *10 Percentil Training Presence*, las once ocurrencias fueron predichas exitosamente. El umbral corresponde a 0,361; aceptando una tasa de omisión del 7,1%.

Distribución Geográfica

El MNE de *Bothrocophias myersi* se ubica específicamente en la región del chocó biogeográfico colombiano (Poveda et al., 2003), en los departamentos Chocó, Valle del Cauca y Cauca, como se observa en la *Figura 6*.

Según Rudas et al. (2003), el área donde se extiende el MNE de esta serpiente, corresponde a la zona de temperatura megatermal baja; mientras que Poveda et al. (2003) señala, es una zona húmeda y muy húmeda.

Latitudinalmente, el MNE de esta víbora colombiana se extiende desde aproximadamente 5° 36'N en el municipio del Alto Bado, y decae en dirección sur, hasta aproximadamente 2° 34'N en la frontera entre Nariño y El Cauca.

Longitudinalmente, el MNE de esta serpiente coincide con los límites establecidos para el chocó biogeográfico colombiano (Poveda et al., 2003).

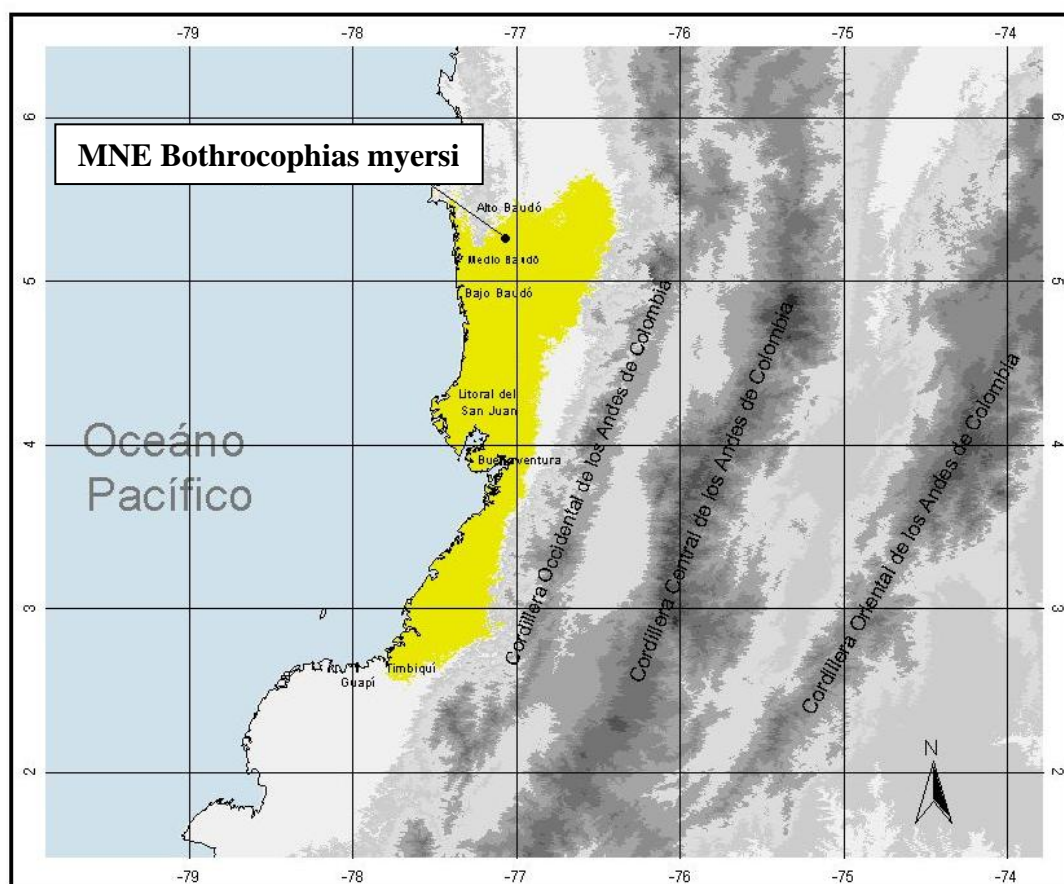


Figura 6. Modelamiento de Nicho Ecológico de la especie de litoral *Bothrocophias myersi*.

De acuerdo con Olson et al. (2001-2003) el MNE de *Bothrocophias myersi* se solapa principalmente con la ecoregión Bosque Húmedo Chocó-Darién. Adicionalmente, hacia las costas está solapado con Los Manglares del Pacífico Sudamericano.

Distribución Ambiental

Bothrocophias myersi habita en áreas ambientalmente distribuidas entre 25,73° C y 26,56° C ($\bar{x} = 26,25^\circ \text{C} \pm 0,23$) referentes a la Temperatura Media Anual; y entre 6417 mm y 7695 mm ($\bar{x} = 7017,3 \text{ mm} \pm 382,14$) de Precipitación Anual. Los valores correspondientes a las demás variables que rigen el espacio ambiental de esta especie se detallan a continuación, en la Tabla 8.

Tabla 8. Distribución de *Bothrocophias myersi* en el espacio ambiental de acuerdo a las variables WorldClim.

Variables Ambientales WorldClim	<i>Bothrocophias myersi</i>				
	Min	Max	Rango	\bar{X}	Desv. Estand.
BIO 1	25.73	26.56	0.84	26.25	0.23
BIO 2	6.90	8.58	1.68	7.92	0.53
BIO 3	87.32	92.84	5.52	89.91	1.66
BIO 4	25.71	35.19	9.48	28.05	2.43
BIO 5	29.90	31.40	1.50	30.81	0.49
BIO 6	21.70	22.40	0.70	21.99	0.25
BIO 7	7.80	9.50	1.70	8.81	0.63
BIO 8	25.25	26.47	1.22	26.02	0.30
BIO 9	25.93	26.68	0.75	26.40	0.22
BIO 10	26.15	26.88	0.73	26.59	0.21
BIO 11	25.25	26.18	0.93	25.88	0.26
BIO 12	6417.00	7695.00	1278.00	7017.29	382.14
BIO 13	683.00	906.00	223.00	809.29	67.33
BIO 14	240.00	464.00	224.00	359.21	75.31
BIO 15	11.09	40.17	29.08	25.11	8.44
BIO 16	1935.00	2522.00	587.00	2228.57	200.16
BIO 17	761.00	1495.00	734.00	1171.29	230.52
BIO 18	921.00	1839.00	918.00	1535.86	277.80
BIO 19	1525.00	2522.00	997.00	2017.57	256.52

Análisis de Patrones Biogeográficos

Se extrajeron las variables ambientales WorldClim para todas las ocurrencias obtenidas de las cinco especies del Género.

Utilizando la información ambiental antes mencionada, se condujo un análisis de componentes principales (PCA, por sus siglas en inglés), en el cual con el fin de mejorar la interpretación, se aplicó la rotación ortogonal *Varimax*; obteniendo así, una representatividad en los tres primeros Factores superior al 82% de la varianza acumulada. (ver Tabla 10)

Analizando la distribución ambiental de acuerdo a las variables WorldClim, para las cinco especies del género *Bothrocophias*, el Componente Principal 1 explica el 37% de la variación total. De acuerdo a la Matriz Factorial Rotada (ver Tabla 11), el Componente 1 está principalmente explicado por las siguientes variables:

- a) BIO10 - Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año (carga positiva)
- b) BIO1 - Temperatura Media Anual (carga positiva)
- c) BIO8 - Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del año (carga positiva)

En el Componente Principal 1 (CP1), se puede observar con claridad la segregación entre algunas especies (ver Figura 7), y de acuerdo al análisis de comparación múltiple con el ajuste Tamhane (ver Tabla 13) se afirma que:

Bothrocophias myersi, habita en zonas significativamente más cálidas que *B. campbelli*, *B. microphthalmus* y *B. colombianus*; por otra parte, su distribución ambiental en referencia al Componente Principal 1, se solapa totalmente con *B. hyoprora*.

La especie *Bothrocophias campbelli* habita zonas significativamente más frías que *B. hyoprora* y *B. myersi*; no obstante, su distribución ambiental en referencia al CP1 se solapa en gran medida con *B. colombianus*, y en menor proporción con *B. microphthalmus*.

La especie *Bothrocophias colombianus* en referencia al CP1, habita zonas ambientalmente análogas a las de *B. campbelli*; por otro lado, se distribuye ambientalmente en zonas más frías que las otras tres especies.

Bothrocophias microphthalmus de acuerdo al CP1, habita zonas ambientalmente similares a *B. campbelli*; por otro lado, se distribuye en zonas significativamente más cálidas que *B. colombianus*, pero menos cálidas que las dos serpientes de tierras bajas *B. myersi* y *B. hyoprora*.

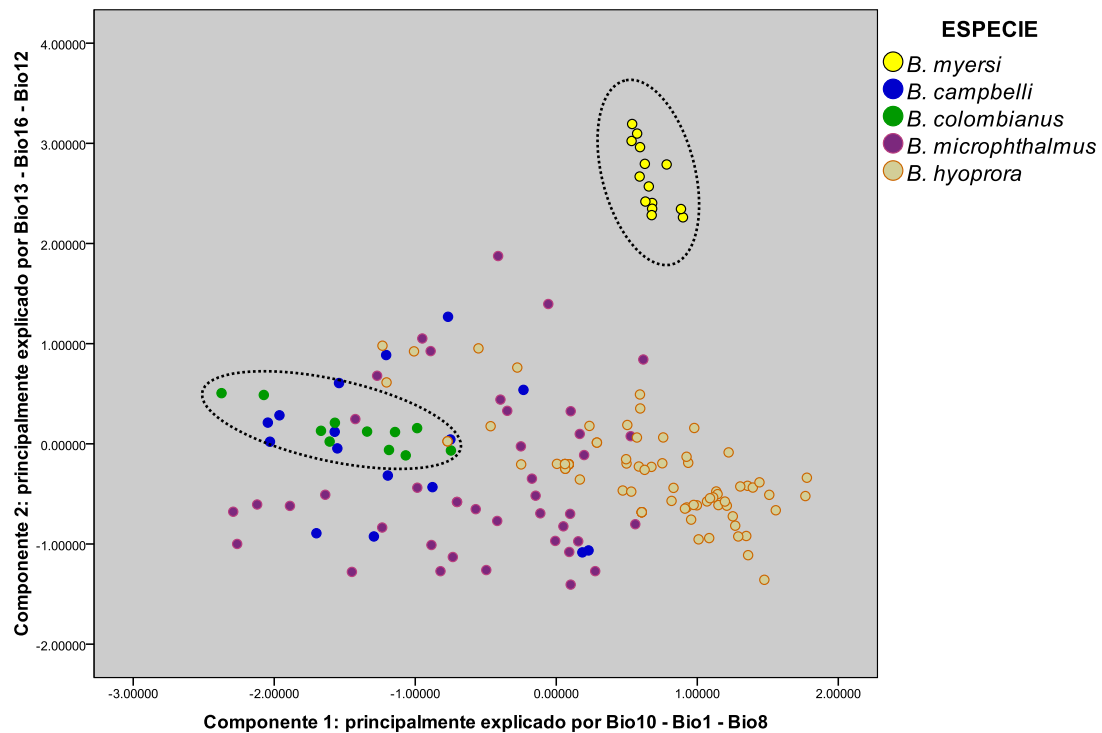


Figura 7. Resultado del Análisis de Componentes Principales del Espacio Ambiental de las Especies del Género *Bothrocophias*. CP1 y CP2.

El Componente 2 (30,9% de la variación total), de acuerdo a la Matriz de Componentes Rotada, está principalmente explicado por las siguientes variables:

- BIO13 - Precipitación del Mes Más Húmedo (carga positiva)
- BIO16 - Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos del año (carga positiva)
- BIO12 - Precipitación Anual (carga positiva).

El Componente Principal 2 (CP2), muestra una muy importante segregación en una de las especies (Figura 7), y de acuerdo al análisis de comparación múltiple con el ajuste Tamhane (ver Tabla 13) se puede afirmar que:

La distribución ambiental de la serpiente *Bothrocophias myersi*, de acuerdo al CP2, difiere significativamente del resto de especies ($Pvalue < 0.05$), es decir, habita en zonas considerablemente más lluviosas que el resto del Género.

Las demás especies se distribuyen en ambientes que de acuerdo a la precipitación, no difieren significativamente entre sí.

El Componente 3 (14,1% de la variación total), de acuerdo a la Matriz de Componentes Rotada, está principalmente explicado por las siguientes variables:

- a) BIO4 - Estacionalidad de Temperatura (carga negativa).
- b) BIO7 - Rango de Temperatura Anual (carga negativa).

En este Componente Principal 3, se identifica claramente la segregación de dos especies en relación al resto del género, *Bothrocophias campbelli* y *Bothrocophias microphthalmus*. Ver *Figura 8*.

Mediante el análisis de comparación múltiple con el ajuste Tamhane, dicha segregación es claramente significativa ($Pvalue < 0.05$). Ver *Tabla 13*

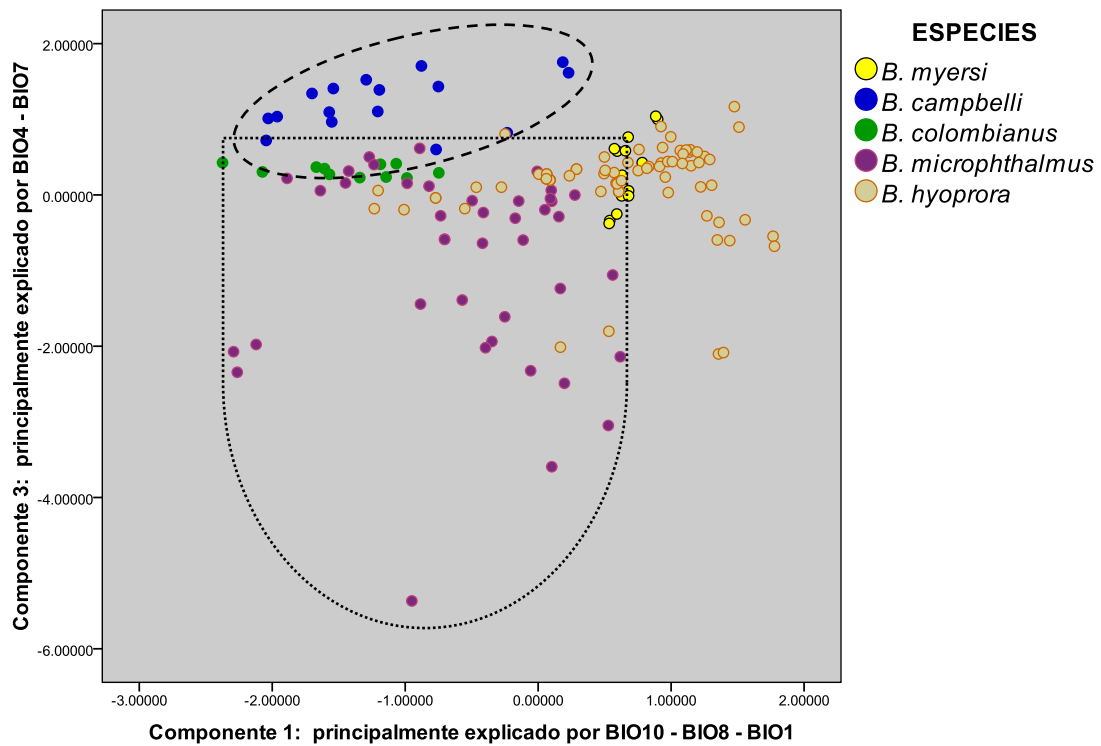


Figura 8. Resultados del Análisis de Componentes Principales del Espacio Ambiental de las Especies del Género *Bothrocophias*. CP1 y CP3.

A nivel geográfico, de acuerdo a los MNE, es sumamente claro el solapamiento entre las especies *Bothrocophias hyoprora* y *Bothrocophias microphthalmus*, en toda la vertiente Oriental de los Andes entre 800 y 1200 msnm, a lo largo de Colombia, Ecuador, Perú y la frontera Peruano-Boliviana. Sin embargo, se identifica un área entre las latitudes 1°30'N y 0°20'N en la cual no existe tal solapamiento geográfico; esta zona se ubica en el sur de Colombia, en la cabecera del río Caquetá, coincidiendo con el límite sur de la Cordillera Oriental Colombiana; y se extiende hasta las tierras subtropicales cercanas al origen del río Coca en Ecuador.

Análisis e Interpretación de Resultados

Modelamientos de Nicho Ecológico

El MNE de *Bothrocophias campbelli* parece estar asociado con la topografía de la Cordillera de los Andes, ya que su extremo norte parece limitarse con el apareamiento del Nudo de Pasto, de igual manera, el MNE parece verse afectado hacia el sur, por la terminación de la Cordillera Occidental Ecuatoriana en la cabecera del río Jubones; no obstante, este no parece ser el límite sur de su distribución, y a pesar de encontrarse con ecoregiones xéricas de tierras bajas en el Sur del Ecuador, la especie parece lograr desplazarse por limitados bosques nublados hasta la frontera con Perú.

La distribución de *Bothrocophias colombianus* de acuerdo al MNE, es sumamente limitada, y aunque no existen estudios moleculares que aclaren esta relación, parecería estar correspondida latitudinalmente con *B. campbelli*, y de igual forma su distribución parece estar asociada a la topografía andina, ya que encuentra como su límite sur al Nudo de Pasto, y parece ocupar ciertas zonas de convergencia entre la vertientes occidental y oriental de la Cordillera Occidental Colombiana, provocadas por la inserción de dicho ramal andino, en el Nudo de Pasto.

La especie *Bothrocophias myersi* de acuerdo al MNE, tiene una distribución sumamente específica al Chocó colombiano; y a pesar de habitar un área de alta simpatría con crotálinos de gran tamaño, es la especie distribuida entre el rango ambiental y altitudinal más específico en todo el Género.

El MNE de *Bothrocophias hyoprora* es muy consistente en proyectar áreas en Amazonía baja de Brasil, Venezuela, y Colombia, donde la especie no ha sido reportada hasta el momento; de acuerdo a la literatura revisada, éstas son áreas que en su mayoría no han sido estudiadas o que únicamente cuentan con estudios rápidos de evaluación ambiental. El límite norte de esta serpiente parece coincidir geográficamente con la frontera Colombo-Venezolana en el estado de Táchira. El MNE de este vipérido limita hacia el Sureste con ecoregiones secas influenciadas por el Cerrado brasileiro, adicionalmente es notable su ausencia en la cuenca misma del río Amazonas. Esta especie parece encontrar su límite altitudinal únicamente por la simpatría con su taxón hermano, *Bothrocophias microphthalmus*, ya que ambientalmente podría ocupar zonas más altas de acuerdo a los datos aquí generados.

La especie *Bothrocophias microphthalmus* de acuerdo al MNE, tiene una distribución específica a los bosque húmedos montanos de la Cordillera Oriental Andina desde Venezuela hasta Bolivia, altitudinalmente la mayor extensión de rango geográfico en todo el Género. A diferencia de las tierras bajas amazónicas, que desde el extremo austral de Perú hacia el sur del continente se vuelven áreas de características xéricas; los ecosistemas montanos mantienen niveles considerables de humedad hasta Santa Cruz, en Bolivia; hecho que daría ventaja a la extensión geográfica de esta especie sobre las demás. Particularmente en la región correspondiente a la Depresión de Huancabamba, el MNE de esta especie, se muestra parcialmente interrumpido por la ecoregión Bosque Seco del Río Marañón.

Análisis de Patrones Biogeográficos

Como podía haberse previsto, *Bothrocophias myersi* habita en zonas significativamente más cálidas que las zonas donde habitan las especies andinas; sin embargo, es de gran importancia evolutiva, considerar que la áreas cálidas del Chocó, donde habita esta serpiente, están totalmente solapadas por las áreas Amazónicas donde se distribuye el otro taxón de tierras bajas, *Bothrocophias hyoprora*.

Las especies que habitan ecosistemas andinos orientales y occidentales, *Bothrocophias campbelli*, *B. colombianus* y *B. microphthalmus*, muestran una distribución ambiental en función al Componente Principal 1, totalmente solapada. En referencia al Componente Principal 2, el espacio ambiental de las tres especies está totalmente solapado, sin embargo, *B. colombianus* muestra una distribución notablemente específica frente a las demás.

Por otro lado, *Bothrocophias myersi* es la única especie que presenta una distribución ambiental específica y distinta a las demás especies del Género, en referencia al Componente Principal 2. De esta manera, las áreas del Chocó colombiano donde habita esta especie reciben significativamente mayor precipitación a lo largo del año, que las áreas andinas y de tierras bajas amazónicas, donde habitan las demás especies.

Bothrocophias campbelli difiere significativamente del resto de especies en el espacio ambiental, en función de la estacionalidad de la temperatura (Componente Principal 3). Esta serpiente habita en ecosistemas montanos occidentales con baja estacionalidad de la temperatura, es decir, es una especie que no tolera estaciones de temperatura bien marcadas a lo largo del año. Por el contrario, los ecosistemas montanos orientales donde habita *Bothrocophias microphthalmus*, se muestran significativamente más estacionales en cuanto a la temperatura, frente al hábitat de las demás especies del Género.

Discusión de Resultados

El MNE de *Bothrocophias campbelli*, propone por primera vez la presencia de esta especie en Piura, Perú. El estrechamiento geomorfológico que sufren los hábitats de esta especie en las provincias de Azuay y El Oro, y posteriormente en Loja, en Ecuador, llevaron a suponer las zonas de Piura como un área de sobre-predicción; sin embargo, la consistencia del área sobre el umbral discriminante elegido, junto con la evaluación de un especialista en su País,

Pablo Venegas (conv. pers.), permitieron sugerir por primera vez, la presencia de *B. campelli* en las localidades Ayabaca y Morropone, en Piura, Perú, en altitudes bajo los 2000 msnm.

El género *Bothrocophias* no ha sido reportado con vouchers (especímenes colectados) de sustento en Venezuela; sin embargo Campbell & Lamar (2004), citan un reporte de la especie *B. hyoprora* en Venezuela y Guyanas. Durante el Modelamiento de Nicho Ecológico de esta especie, y bajo un umbral discriminante consistente, se predice la ocurrencia de la especie en los bosques húmedos suroccidentales del estado Amazonas, y el extremo sur occidental del estado de Táchira, en Venezuela. De acuerdo a la evaluación con un especialista en su País, Gilson Rivas (conv. pers.), la especie podría habitar las tierras bajas de Táchira, cercanas al Río Doradas, al igual que serpientes de Amazonía como *Epicrtes cenchria* o *Anillus scytale*.

La víbora *Bothrocophias hyoprora* fue reportada por primera vez en Bolivia, por Kempf-Mercado (1975), de ahí en adelante, varias publicaciones la incluyeron en las listas de vipéridos de este País. Harvey et al. (2005), menciona la pérdida del ejemplar y una posible confusión en la identificación de aquel individuo, descartando así, a esta especie de las listas herpetológicas bolivianas hasta la actualidad. Sin embargo, durante el presente estudio, se propone la presencia de esta serpiente en los bosques húmedos de tierras bajas al nororiente del estado del Beni, en Bolivia. Cabe mencionar que Embert Dick (conv. pers.) menciona el reporte de *Bothrocophias microphthalmus* en llanuras amazónicas de Pando; considerando los datos generados en el presente estudio, se sugiere la revisión taxonómica de dicho espécimen, ya que podría corresponder a un individuo de *B. hyoprora*.

Cisneros-Heredia et al. (2006) enuncian la simpatría de *Bothrocophias hyoprora* y *Bothrocophias microphthalmus* entre los 600 msnm en la provincia de Morona Santiago; los MNE de ambas especies, presentados en el presente trabajo, sustentan la simpatría de estas serpientes en gran parte de los bosques húmedo montanos de la Cordillera Oriental en Colombia, Ecuador y Perú. Durante la revisión de individuos de la colección de referencia FHGO, se identificó taxonómicamente a los individuos FHGO 3680 y 2454, con los cuales se enunció tal simpatría; el espécimen FHGO 2454 fue descartado como individuo de la especie *B. microphthalmus* y reubicado en la especie *B. hyoprora*. No obstante, dicha reubicación taxonómica fundamenta dicha simpatría geográfica.

Adicionalmente, gran parte de los individuos provenientes de las estribaciones orientales de Morona Santiago, Tungurahua y Pastaza, distribuidos sobre los 600 msnm, generaron gran expectativa de investigación, ya que comparten caracteres morfológicos de ambas especies, haciendo sumamente complicada su identificación morfológica; hecho que podría sugerir la existencia de áreas de hibridismo. Dichos individuos fueron excluidos de los análisis durante esta investigación.

CAPÍTULO V

CONCLUSIONES

- Las especies del género *Bothrocophias* distribuidas al oriente de la Cordillera de los Andes, han alcanzado una amplia distribución a pesar de la competencia interespecífica con varios crotálinos con quienes tienen simpatría; de igual manera parecen ser víboras mucho más generalistas en cuanto a las preferencias ambientales. En contraste, las tres especies que se distribuyen al lado occidental de los Andes, muestran una mayor especificidad hacia sus respectivos nichos ecológicos; implicando paralelamente rangos de distribución geográfica limitada.
- De acuerdo al análisis de varianza multivariado (MANOVA) aplicado en forma global a las cinco especies, se reporta un patrón de segregación ambiental para el género *Bothrocophias*.
- En función del análisis de varianza multivariado de comparación interespecífica, la segregación ambiental de tres especies frente a las demás, ha sido estadísticamente sustentada: *Bothrocophias myersi* difiere en cuanto a su preferencia por hábitats que reciben considerablemente mayor precipitación a lo largo del año; *Bothrocophias microphthalmus* difiere en cuanto logró adaptarse a zonas con mayor estacionalidad de temperatura; mientras que *Bothrocophias microphthalmus* difiere en cuanto, sus hábitats registran la menor estacionalidad de temperatura entre las especies tratadas. No obstante, comparando estos resultados con el amplio solapamiento ambiental mostrado durante los análisis, principalmente entre las taxas que habitan ecosistemas andinos, permite concluir que la segregación ambiental de acuerdo a las atributos climáticos WorldClim utilizados, parece no ser un factor que haya determinado la disposición actual de *Bothrocophias*, y conduce a proponer una hipótesis de *divergencia incidental en aislamiento* (criterio discutido por Peterson et al.,1999) para este clado sudamericano; sustentando así, la teoría sobre la cladogénesis del Género, propuesta por Gutberlet & Campbell (2001).

- Los modelos de nicho ecológico de las serpientes *Bothrocophias*, alcanzaron un sustento estadístico destacado, en el caso de *Bothrocophias hyoprora* y *Bothrocophias microphthalmus*, especies con suficientes reportes de ocurrencia, los modelos obtuvieron un valor AUC que indica que su predicción es 90% más confiable que una predicción al azar. Por otro lado, las especies con menos de 25 reportes de ocurrencia, de igual forma fueron estadísticamente significativos frente al método de Jackknife “One-Leave-Out”, empleado. Considerando que varias ocurrencias fueron descartadas por su imprecisión o por su auto-correlación geográfica y ambiental con otras; dicho sustento estadístico, podría estar asociado al esfuerzo empleado en proporcionar confiabilidad y verificar continuamente los datos de ocurrencia en la fuente, es decir, a través de especialistas y colectores.

CAPÍTULO VI

RECOMENDACIONES

- Las colecciones biológicas son sumamente importantes, ya que se constituyen como la unidad básica en estudios filogenéticos, sistemáticos, ecológicos, biogeográficos y evolutivos; sin embargo, la información generada con cada uno de los especímenes colectados no siempre es la adecuada, y en ocasiones es incompleta o nula. Considerando este factor, se recomienda a todas las personas relacionadas con captura y colección de individuos de fauna silvestre, poner principal atención en la toma de datos geográficos, etológicos, ecológicos y ambientales referentes a dicho reporte. De acuerdo al tipo de herramienta utilizada para registrar la situación geográfica (coordenadas y altitud aproximada) de un reporte, puede tomarnos más de un par de minutos hasta sincronizar o esperar que mejore la señal; sin embargo, es de suma importancia que se logre capturar dicha información con la mayor exactitud posible, o se especifique lo contrario.
- La predicción espacial de la distribución de especies a partir de datos de ocurrencia es reconocida actualmente como una importante herramienta en estudios evolutivos, ecológicos y conservacionistas. En consecuencia, sería una importante contribución a estos estudios, que las colecciones de referencia de los museos de historia natural en Latinoamérica, se integren a la universalización de la información biótica motivada por países desarrollados, en la cual, las bases de datos han sido compartidas en internet y son de libre acceso.
- El apoyo internacional en esta Investigación ha sido de vital importancia. No obstante, en más de una ocasión la solicitud de información biológica específica y el acercamiento a ciertas instituciones en países vecinos no fue bien recibido; ello podría estar relacionado con el nivel de pregrado del presente estudio. En consecuencia, se recomienda e incentiva a los estudiantes y futuros biólogos, a desarrollar proyectos de relevancia científica, que se constituyan en un aporte a futuras Investigaciones y desafíen el criterio sobre un

trabajo de pregrado; para lo cual es recomendado que cada estudiante se autoevalúe, trabaje en sus debilidades, fortalezca el dominio del idioma inglés, se nutra con vasta bibliografía científica y no dude en acercarse a otras instituciones que denoten fortalezas ajenas a las nuestras.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Anderson, R.P. & E. Martínez-Meyer (2003). Modeling Species' Geographic Distribution for Preliminary Conservation Assessments: An Implementation with the Spiny Pocket Mice (*Heteromys*) of Ecuador. Biological Conservation.
- Austin, M.P. (2002). Spatial Prediction of Species Distribution: An Interface between Ecological Theory and Statistical Modeling. Ecological Modeling. 157: 101-118.
- Austin, M.P. (1971). Role of Regression Analysis in Plant Ecology. En: Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting Species Distribution: Offering More Than Simple Habitat Models. Ecology Letters. 8: 993-1009.
- Avise, J.C., J. Arnold, R.M. Ball Jr., E. Bermingham, B. Lamb, J.E. Neigel, C.A. Reeb & N.C. Saunders (1987). Intraespecific Phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. En: Lanteri, A. & V.A. Confalonieri (2000). Filogeografía: Objetivos, Métodos y Ejemplos.
- Avise, J.C. (1994). Molecular markers, natural history and evolution. En: Lanteri, A. & V.A. Confalonieri (2000). Filogeografía: Objetivos, Métodos y Ejemplos.
- Avise, J.C. (2000). Phylogeography: the history and formation of species. En: Lanteri, A. & V.A. Confalonieri (2000). Filogeografía: Objetivos, Métodos y Ejemplos.
- Burgueño MJ, García-Bastos JL, González-Buitrago JM. Las curvas ROC en la evaluación de las pruebas diagnósticas. Med Clin (Barc) 1995; 104: 661-670.
- Campbell J.A. & W.W. Lamar (1992). Taxonomic Status of Miscellaneous Neotropical Viperids, with a Description of a New Genus. En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. Herpetozoa. 19(1/2): 17-26.

- Campbell, J.A. & W.W. Lamar (2004). The Venomous Reptiles of the Western Hemisphere. Cornell University Press, Ithaca, NY.
- Cacino, C. & R. Meléndez (2000). Comentarios sobre El Seminario-Taller Sistemática Filogenética y Biogeografía de Peces Marinos de Chile. Estudio Oceanológico, 19:137-141.
- Carrillo, E., Aldás, S., Altamirano, M. A., Ayala-Varela, F., Cisneros-Heredia, D. F., Endara, A., Márquez, C., Morales, M., Nogales-Sornosa, F., Salvador, P., Torres, M. L., Valencia, J., Villamarín-Jurado, F., Yáñez-Muñoz, M. H. y Zárate, P. 2005. Lista roja de los reptiles del Ecuador. Fundación Novum Milenium, UICN-Sur, UICN-Comité Ecuatoriano, Ministerio de Educación y Cultura. Serie Proyecto Peepe. Quito, 46 pp.
- Castro, F., S. Eyerbe, J.J. Calderón & B. Cepeda (2005). Nuevo registro para Colombia de *Bothrocophias campbelli* y notas sobre *B. colombianus* y *B. myersi* (Serpentes:Viperidae). Novedades Colombianas 8 (1): 57-64.
- Cicero, C. (2004). Barriers to Sympatry Between Avian Sibling Species (Paridae: *Baeolophus*) In Local Secondary Contact. Evolution. 58(7): 1573-1587.
- Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. Herpetozoa. 19(1/2): 17-26.
- Crisci, J.V. & J.J. Morrone (1992). Panbiogeografía y Biogeografía Cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. En: Contreras, R., I. Luna & J.J. Monrrone (200?). Conceptos Biogeográficos. Elementos, 41: 33-37.
- Contreras-Medina, R., I. Luna & J.J. Morrone. 2001. Conceptos biogeográficos. Elementos 41: 33-37.

- Croizat, L. (1958). Panbiogeography. En: Contreras, R., I. Luna & J.J. Monrrone (200?). Conceptos Biogeográficos. Elementos, 41: 33-37.
- Elith, J. & Graham, C. H. & Anderson, R. P. & Dudik, M. & Ferrier, S. & Guisan, A. & Hijmans, R. J. & Huettmann, F. & Leathwick, J. R. & Lehmann, A. & Li, J. & Lohmann, L. G. & Loiselle, B. A. & Manion, G. & Moritz, C. & Nakamura, M. & Nakazawa, Y. & Overton, J. M. & Peterson, A. T. & Phillips, S. J. & Richardson, K. S. & Scachettipereira, R. & Schapire, R. E. & Soberón, J. & Williams, S. & Wisz, M. S. & Zimmermann, N. E. (2006): Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data.- Ecography, Oxford; 29: 129-151.
- Freire, A. & U. Kuch (2000). *Bothrops campbelli* (Campbell's Lancehead). Diet and Reproduction. En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. Herpetozoa. 19(1/2): 17-26.
- Freire-Lascano, A. (1991). Dos Nuevas Especies de *Bothrops* en el Ecuador. En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. Herpetozoa. 19(1/2): 17-26.
- Graham, C.H., S.R. Ron, J.C. Santos, C.J. Schneider & C. Moritz (2004). Integrating Phylogenetics And Environmental Niche Models To Explore Speciation Mechanisms In Dendrobatid Frogs. Evolution. 58(8): 1781-1793.
- Guisan, A. & W. Thuiller (2005). Predicting Species Distribution: Offering More Than Simple Habitat Models. Ecology Letters, 8, 993-1009.
- Gutberlet, R.L. & J.A. Campbell (2001). Generic Recognition for a Neglected Lineage of South American Pitvipers (Squamata: Viperidae: Crotalinae), with the Description of a New Species from the Colombian Chocó. American Museum Novitates. 3316: 1-15.

- Hijmans, R. J. & Cameron, S. & Parra, J. (2005): WOLRDCLIM 1.3 [Online reference].
Museum of Vertebrate Zoology University of California, Berkeley, <
<http://biogeo.berkeley.edu/wolrdclim/methods.htm> > and <
<http://www.worldclim.org> > (last accessed: June 2010).
- Hirzel, A. H. & Hausser, J. & Perrin, N. (2007): Biomapper 4.0. [Software package]
Laboratory for Conservation Biology, Department of Ecology and Evolution,
University of Lausanne, Switzerland. <<http://www2.unil.ch/biomapper> > (last
accessed: June,2011).
- Hutchinson (1944). En: Chase, J. M. and M. A. Liebold. 2003. Ecological Niches. Linking
Classical and Contemporary Approaches. University of Chicago Press, Chicago.
- Jaynes, E.T. 1990. Probability Theory as Logic. En: *Maximum-Entropy and Bayesian
Methods*, P. F. Fougère (ed.), Kluwer, Dordrecht, p. 1
- Lanteriy, A. & V.A. Confalonieri (2002). Filogeografía: Objetivos, Métodos y Ejemplos. (en
línea).
- MacArthur, R.H. (1972). Geographical Ecology: patterns in the distribution of species. En:
Graham, C.H., S.R. Ron, J.C. Santos, C.J. Schneider & C. Moritz (2004).
Integrating Phylogenetics And Environmental Niche Models To Explore
Speciation Mechanisms In Dendrobatid Frogs. *Evolution*. 58(8): 1781-1793.
- Martins, M., O.A. Marques & I. Sazima (2002). Ecological and Phylogenetics Correlates of
Feeding Habits in Neotropical Pitvipers of the Genus *Bothrops*. En: Schuett,
G.W., M. Höggren, M.E. Douglas, H.W. Greenlee (Eds.), *Biology of the Vipers*.
Eagle Mountain Publishing, SALT Lake City, UT.
- Martins, M. 2010. *Bothrocophias myersi*. In: IUCN 2012. IUCN Red List of Threatened
Species. Version 2012.1. <www.iucnredlist.org>. Downloaded on 06 September
2011.

- Mattison, M. (1995). The Enciclopedia of Snakes. Cassell & Co. Press, London.
- Morrone, J.J., D. Espinoza & J. LLorente (1996). Manual de Biogeografía Histórica. En: Contreras, R., I. Luna & J.J. Monrrone (200?). Conceptos Biogeográficos. Elementos, 41: 33-37.
- Morrone, J.J. (2000). Entre el Escarnio y el Encomio: León Croizat y la Panbiogeografía. Interciencia, 25(1): 41-47.
- Nix, H.A. (1986). A Biogeographic Análisis of the Australian Elapid Snakes. En: R. Longmore (ed.) *Atlas of Elapid Snakes*. Australian Flora and Fauna Series, 7: 4-15.
- Orcés, G. (1948). Notas sobre los Ofidios Venenosos del Ecuador. En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. Herpetozoa. 19(1/2): 17-26.
- Parkinson, C.L. & T.A. Castoe (2006). Bayesian mixed models and the phylogeny of pitvipers (Viperidae: Serpentes). Molecular Phylogenetics and Evolution. 39: 91-110.
- Pearson, R. & Raxworthy, C. & Nakamura, M. & Peterson, T. (2007): Predicting species distribution from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar.- Journal of Biogeography, Oxford; 34: 102-117.
- Pérez-Santos, C. & A.G. Moreno (1991). Serpientes de Ecuador. Silvestrelli y Capelleto. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino.
- Philips, S., M. Dudik & R. Schapire (2004). A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning, ACM Press, New York, pp. 655-662.

- Ritchie, M.G., D.M. & J.M. Gleason (2001). En: Cicero, C. (2004). Barriers To Sympatry Between Avian Sibling Species (Paridae: *Baeolophus*) In Local Secondary Contact. *Evolution*. 58(7): 1573-1587.
- Raxworthy, C.J., E. Martínez-Meyer, N. Horning, R.A. Nussbaum, G.E. Schneider, M.A. Ortega-Huerta & T. Peterson (2003). Predicting Distribution of Known and Unknown Reptile Species in Madagascar. *Nature*. 426: 837-841.
- Rivera, D. 2009. Reptiles. Pp. 651-652. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. 2009. Libro Rojo de la Fauna de Vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- Ron, S.R. (2005). Predicting the Distribution of the Amphibian Pathogen *Batrachochytrium dendrobatidis* in the New World. *Biotropica*. 37(2): 209-221.
- Schätti, B. & E. Kramer (1993). Ecuadorianische Grubenottern der Gattungen *Bothriechis*, *Bothrops* und *Pothidium* (Serpentes: Viperidae). En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. *Herpetozoa*. 19(1/2): 17-26.
- Swets JA, Pickett RM. Evaluation of diagnostic systems: methods from signal detection theory. Nueva York: Academic Press; 1982.
- Touzet, J.M. (1986). Mordeduras de ofidios venenosos en la comunidad Siona-Secoya de San Pablo de Kantesyia y datos sobre la fauna de reptiles y anfibios locales. En: Cisneros-Heredia, D.F. & M.O. Borja & D. Proaño & J.M. Touzet (2006). Distribution and Natural History of the Ecuadorian Toad-headed Pitvipers of the genus *Bothrocophias*. *Herpetozoa*. 19(1/2): 17-26.
- Ullibarri L., I. Fernández. 1998. Curvas ROC. *Cad Aten Primaria*; 5 (4): 229-235. Coruña,
- Wüster, W., M.G. Salomão, J.A. Quijada-Mascareñas, R.S. Thorpe & BBBSP (2002). Origins and Evolution of the South American Pitviper Fauna: Evidence from

- Mitochondrial DNA Sequence Analysis. En: Schuett, G.W., M. Höggren, M.E. Douglas, H.W. Greene (Eds.), Biology of the Vipers. Eagle Mountain Publishing, SALT Lake City, UT.
- Wüster, W.; J.E. Ferguson; J.A. Quijada-Mascareñas; C.E. Pook; M.G. Salomão & R.S. Thorpe. 2005. Tracing an invasion: landbridges, refugia, and the phylogeography of the Neotropical rattlesnake (Serpentes: Viperidae: *Crotalus durissus*). Molecular Ecology 14: 1095-1108
- Wüster, W, L. Peppin, C.E. Pook, & D.E. Walker. 2008. A nesting of vipers: phylogeny, historical biogeography and patterns of diversification of the Viperidae (Squamata: Serpentes). Mol Phylogenet Evol 49:445–459.
- Zamudio, K. R. and H. W. Greene. 1997. Phylogeography of the Bushmaster (*Lachesis muta*, Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. Biological Journal of the Linnean Society 62: 421-442.
- Zunino M. & A. Zullini (2003). Biogeografía: la dimensión espacial de la evolución. En: Reboloso, R. & Z. Jiménez (2004). Reseña Histórica de Biogeografía: *la dimensión espacial de la evolución*. Ciencia UAML, VIII (1): 97-99.

ANEXOS

Anexo 1. Instrumento para la recolección de Información de Especímenes correspondientes a Colecciones de Referencia de Museos de Historia Natural.

FAMILIA	ESPECIE	PAIS	DEP_O_PROV	LOCALIDAD	MUSEO	N_COLECCION	LATITUD	LAT_	LAT_MIN	LAT_S	LONGITUD	LONG_	LONG_MIN	LONG_S	OBSERVACIONES

Anexo 2. Instrumento para la identificación taxonómica, fundamentado en la Clave para la Identificación de Serpientes Venenosas del Neotrópico desarrollada por Campbell y Lamar (2004).

MUSEO:				FECHA:			
RESPONSABLE: <i>Jorge Vaca-Guerrero</i>							
A :							
Localidad A :							
Coordenadas A :				Altitud A :			
Colector A :							
Observaciones A:							
B :							
Localidad B :							
Coordenadas B :				Altitud B :			
Colector B :							
Observaciones B:							
ESCAMACIÓN	A		B		COLORACIÓN A		
	QUILLA	LISAS		QUILLA	LISAS		
Intersupraoculares						TIPO 1 Trapezoides bien maracados, dorso de rosado a anaranjado.	
Supralabiales					TIPO 2 Trapezoides bien marcados, dorso grisáceo.		
Infralabiales					TIPO 3 Trapezoides no bien diferenciados, dorso oscuro hacia negro.		
Lacunolabial	PRESENTE	AUSENTE	PRESENTE	AUSENTE			
Cantorostral							
Prefoveales							
Cantales							
Ventrales					COLORACIÓN B TIPO 1 Trapezoides bien maracados, dorso de rosado a anaranjado.		
Subcaudales		ENTER. DIVID.		ENTER. DIVID.	TIPO 2 Trapezoides bien marcados, dorso grisáceo.		
Filas de escamas dorsales					TIPO 3 Trapezoides no bien diferenciados, dorso oscuro hacia negro.		

Anexo 3. Fotografías de las Especies del Género *Bothrocophias*



Bothrocophias hyoprora

Foto: Jorge Vaca-Guerrero



Bothrocophias microphthalmus

Foto: Jorge Vaca-Guerrero



Bothrocophias campbelli

Foto: Cortesía de Jorge Valencia



Bothrocophias myersi

Foto: Cortesía de Carlos Andrés Galvis



Bothrocophias colombianus

Foto: Cortesía CIBUC - Universidad del Cauca

Anexo 4. LÁMINAS DE RESUMEN: Distribución actual de las serpientes del género *Bothrocophias*.

***Bothrocophias campbelli* (FREIRE-LASCANO, 1991)**

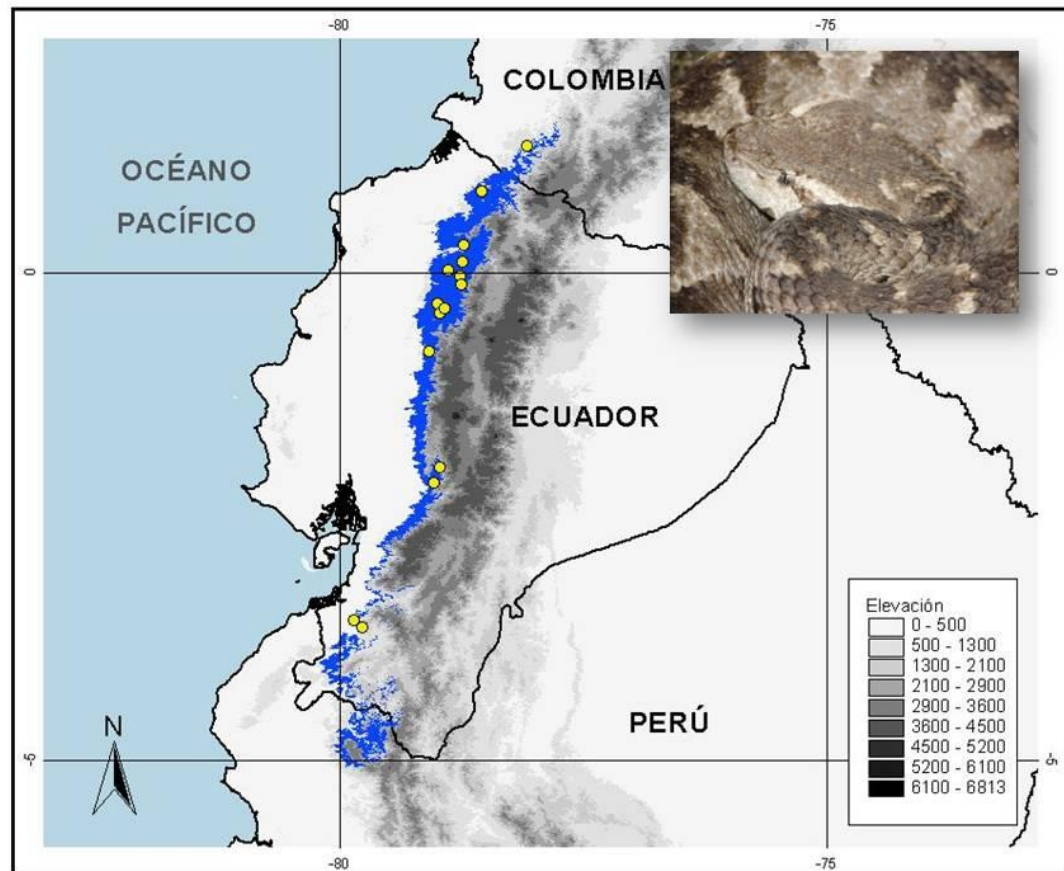


Lámina 1. Distribución actual de la serpiente *Bothrocophias campbelli*. Puntos de Color Amarillo = Registros de Ocurrencia, Área de Color Azul = Rango de Distribución Potencial.

Fotografía: Cortesía de Jorge Valencia.

Bothrocophias colombianus (RENDAHL & VESTERGREN, 1940)

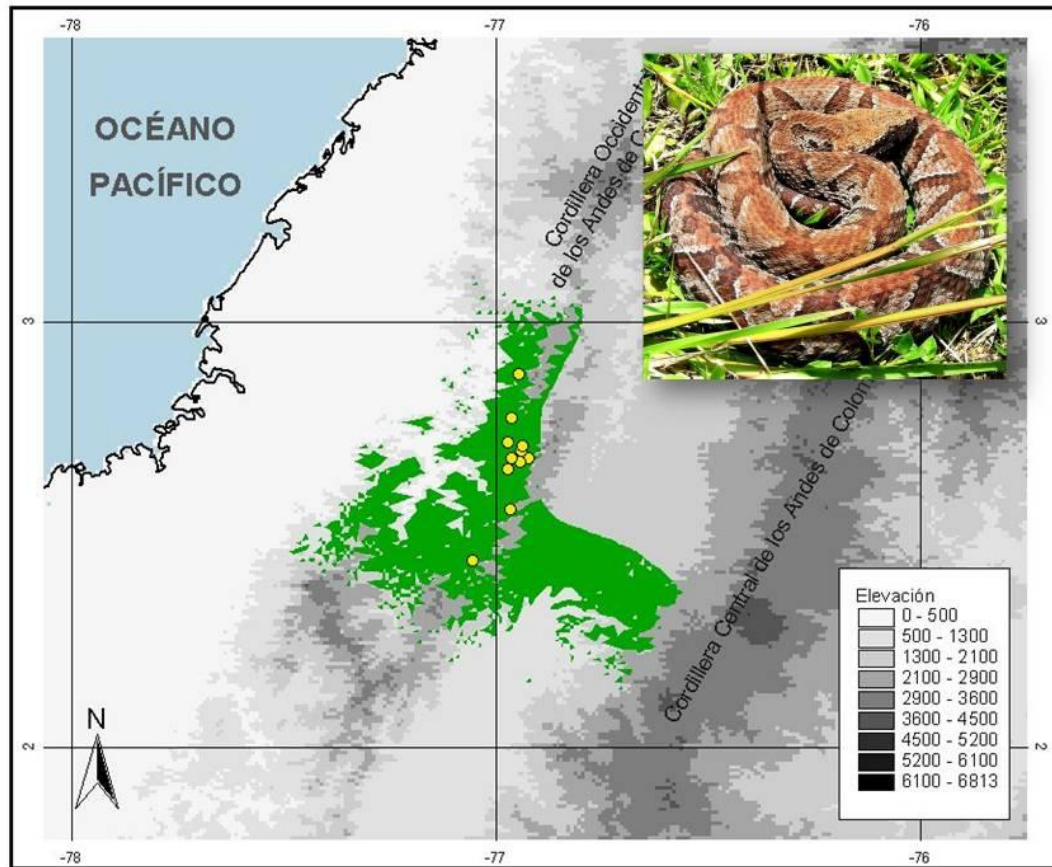


Lámina 2. Distribución actual de la serpiente *Bothrocophias colombianus*. Puntos de Color Amarillo = Registros de Ocurrencia, Área de Color Verde = Rango de Distribución Potencial.

Fotografía: Cortesía CIBUC.

Bothrocophias hyoprora (AMARAL, 1935)

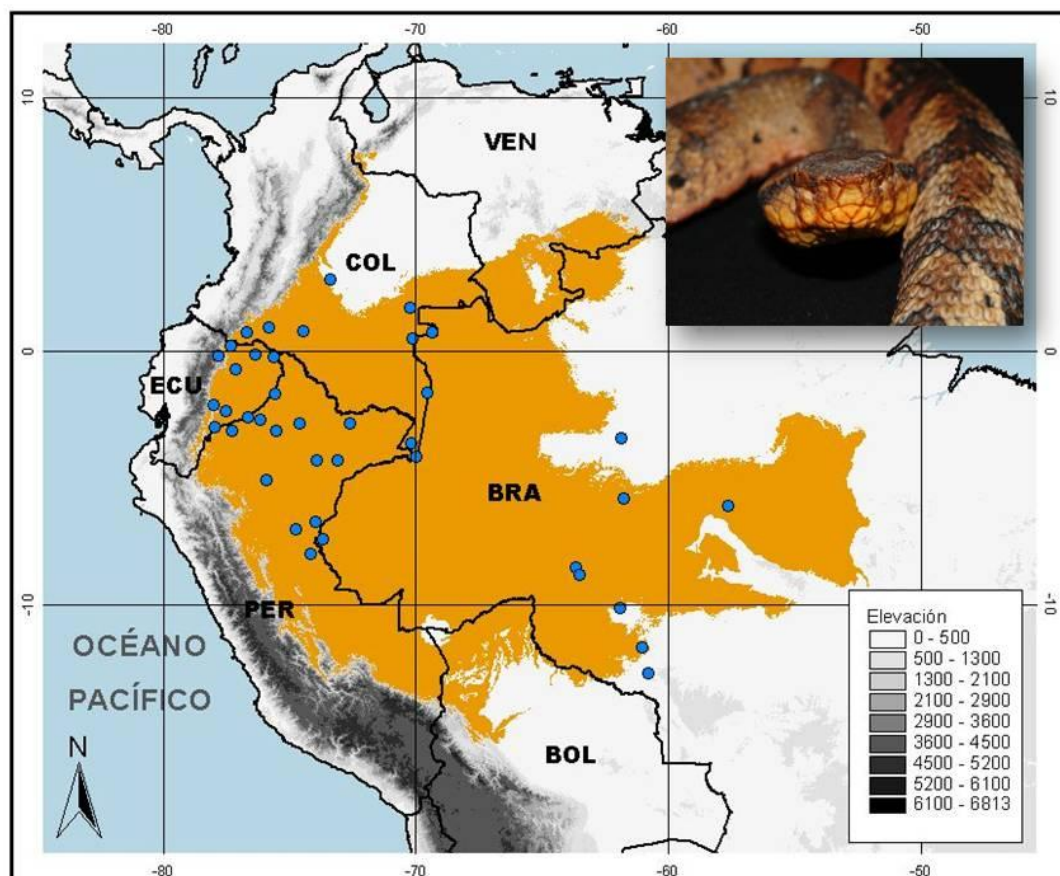


Lámina 3. Distribución actual de la serpiente *Bothrocophias hyoprora*. Puntos de Color Azul = Registros de Ocurrencia, Área de Color Anaranjada = Rango de Distribución Potencial. Fotografía: Jorge Vaca-Guerrero.

Bothrocophias microphthalmus (COPE, 1875)

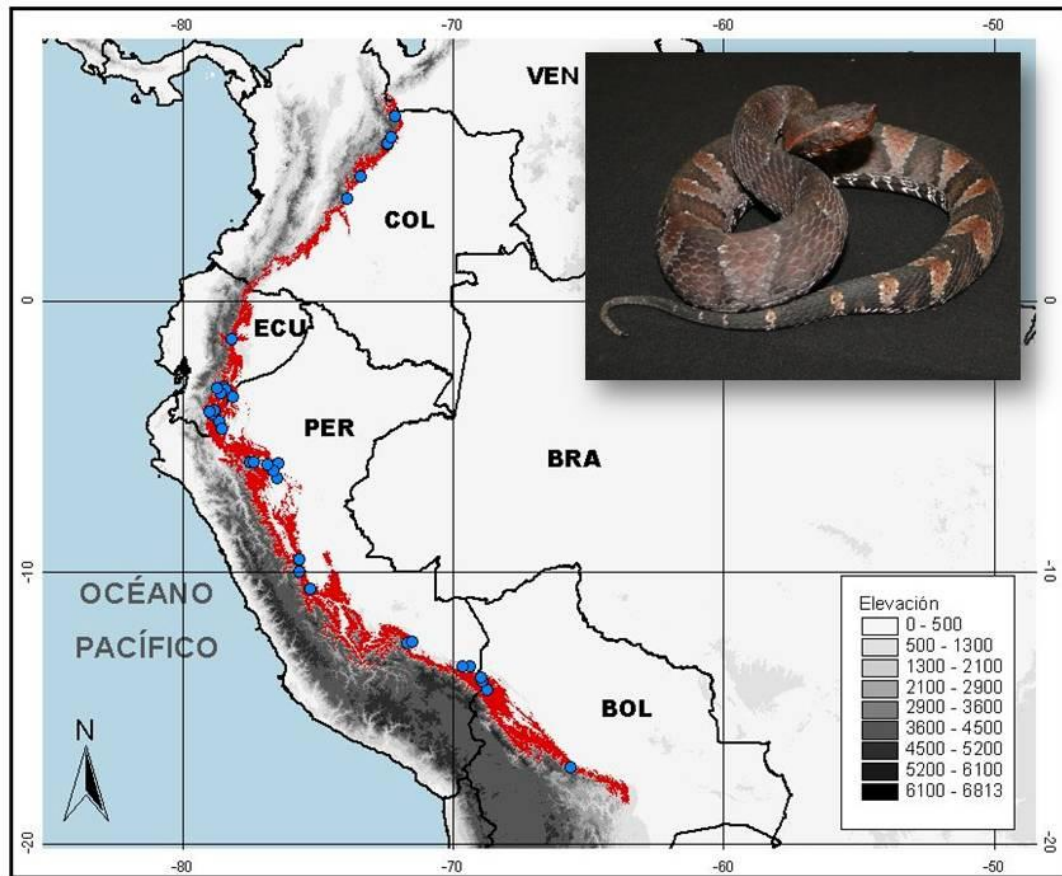


Lámina 4. Distribución actual de la serpiente *Bothrocophias microphthalmus*. Puntos de Color Azul = Registros de Ocurrencia, Área de Color Rojo = Rango de Distribución Potencial. Fotografía: Jorge Vaca-Guerrero.

Bothrocophias myersi (GUTBERLET & CAMPBELL, 2001)

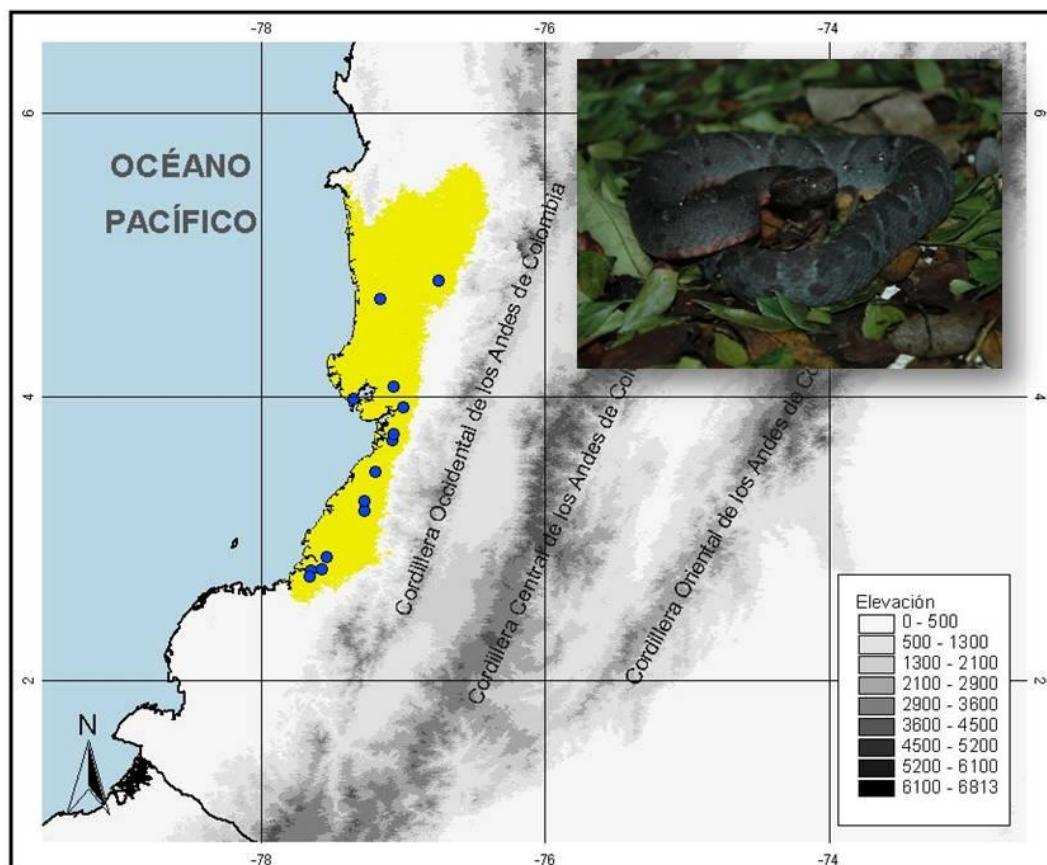


Lámina 5. Distribución actual de la serpiente *Bothrocophias myersi*. Puntos de Color Azul = Registros de Ocurrencia, Área de Color Amarillo = Rango de Distribución Potencial.

Fotografía: Cortesía Carlos Andrés Galvis.

TABLAS

Tabla 9. Análisis de Varianza Multivariado (MANOVA), de las cinco especies del género *Bothrocophias* en función de las variables ambientales WorldClim.

Effect		Valor	F	Hipótesis df	Error df	Sig.
Intercepción	Pillai's Trace	.354	28.270 ^a	3.000	155.000	.000
	Wilks' Lambda	.646	28.270 ^a	3.000	155.000	.000
	Hotelling's Trace	.547	28.270 ^a	3.000	155.000	.000
	Roy's Largest Root	.547	28.270 ^a	3.000	155.000	.000
Especies	Pillai's Trace	1.630	46.705	12.000	471.000	.000
	Wilks' Lambda	.069	59.832	12.000	410.383	.000
	Hotelling's Trace	5.298	67.847	12.000	461.000	.000
	Roy's Largest Root	3.756	147.436 ^b	4.000	157.000	.000

Tabla 10. Total de la Varianza Acumulada utilizando el método de extracción Análisis Componentes Principales.

Componente	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings			Rotation Sums of Squared Loadings		
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %
1	10.404	54.758	54.758	10.404	54.758	54.758	7.030	37.000	37.000
2	4.646	24.450	79.208	4.646	24.450	79.208	5.869	30.889	67.889
3	1.635	8.605	87.813	1.635	8.605	87.813	2.676	14.084	81.973
4	1.042	5.482	93.294	1.042	5.482	93.294	2.151	11.321	93.294
5	.603	3.172	96.466						
6	.341	1.795	98.261						
7	.198	1.044	99.306						
8	.060	.313	99.619						
9	.038	.203	99.821						
10	.014	.074	99.895						
11	.006	.034	99.928						
12	.005	.025	99.953						
13	.003	.018	99.971						
14	.002	.011	99.982						
15	.002	.008	99.990						
16	.001	.007	99.997						

Componente	Initial Eigenvalues			Extraction Sums of Squared Loadings			Rotation Sums of Squared Loadings		
	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %	Total	% of Variance	Cumulative %
17	.000	.002	99.999						
18	.000	.001	100.000						
19	.000	.000	100.000						

Tabla 11. Matriz Rotada de Componentes Principales

	Componente			
	1	2	3	4
Bio1	.977	.165	.019	.121
Bio2	-.393	-.535	-.567	.007
Bio3	-.072	.315	.710	.476
Bio4	.166	-.177	-.864	-.071
Bio5	.958	-.009	-.208	.086
Bio6	.887	.293	.297	.186
Bio7	-.251	-.495	-.754	-.198
Bio8	.975	.161	-.062	.079
Bio9	.944	.175	.158	.196
Bio10	.981	.144	-.048	.116
Bio11	.960	.186	.136	.122
Bio12	.230	.913	.210	.241
Bio13	.116	.965	.159	-.062
Bio14	.302	.643	.210	.650
Bio15	-.322	-.020	-.181	-.893
Bio16	.129	.964	.171	-.062
Bio17	.296	.682	.227	.616
Bio18	.094	.869	.141	.166
Bio19	.149	.810	.328	.240

Tabla 12. Prueba de Efectos Entre-Sujetos, aplicada entre los Factores Principales 1, 2 y 3.

Recurso	Variable Dependiente	Tipo III Suma de Cuadrados	df	Cuadrado de la Media	F	Sig.
Corrected Model	REGR factor score 1 for analysis 1	90.473 ^a	4	22.618	50.350	.000
	REGR factor score 2 for analysis 1	110.839 ^b	4	27.710	86.730	.000
	REGR factor score 3 for analysis 1	61.133 ^c	4	15.283	24.026	.000
Intercept	REGR factor score 1 for analysis 1	13.369	1	13.369	29.762	.000
	REGR factor score 2 for analysis 1	16.764	1	16.764	52.469	.000
	REGR factor score 3 for analysis 1	4.334	1	4.334	6.814	.010
Especies	REGR factor score 1 for analysis 1	90.473	4	22.618	50.350	.000
	REGR factor score 2 for analysis 1	110.839	4	27.710	86.730	.000
	REGR factor score 3 for analysis 1	61.133	4	15.283	24.026	.000
Error	REGR factor score 1 for analysis 1	70.527	157	.449		
	REGR factor score 2 for analysis 1	50.161	157	.319		
	REGR factor score 3 for analysis 1	99.867	157	.636		
Total	REGR factor score 1 for analysis 1	161.000	162			
	REGR factor score 2 for analysis 1	161.000	162			
	REGR factor score 3 for analysis 1	161.000	162			
Corrected Total	REGR factor score 1 for analysis 1	161.000	161			
	REGR factor score 2 for analysis 1	161.000	161			
	REGR factor score 3 for analysis 1	161.000	161			

Tabla 13. Análisis de Múltiples Comparaciones entre Especies

Variable Dependiente		(I) Especies	(J) Especies	Diferencia de Medias (I-J)	Error Estándar	Sig.	95% Confidence Interval	
							Lower Bound	Upper Bound
REGR factor score 1 for analysis 1	Tamhane	Bothrocophias myersi	B. campbelli	1.8124088*	.185	.000	1.213	2.412
			B. colombianus	2.1011190*	.150	.000	1.579	2.623
			B. microphthalmus	1.2214360*	.125	.000	.854	1.589
			B. hyoprora	.075	.082	.988	-.159	.309
		Bothrocophias campbelli	B. myersi	-1.8124088*	.185	.000	-2.412	-1.213
			B. colombianus	.289	.234	.925	-.428	1.006
			B. microphthalmus	-.591	.219	.108	-1.253	.071
			B. hyoprora	-1.7372947*	.197	.000	-2.355	-1.119
		Bothrocophias colombianus	B. myersi	-2.1011190*	.150	.000	-2.623	-1.579
			B. campbelli	-.289	.234	.925	-1.006	.428
			B. microphthalmus	-.8796830*	.190	.001	-1.462	-.298
			B. hyoprora	-2.0260048*	.165	.000	-2.560	-1.492
		Bothrocophias microphthalmus	B. myersi	-1.2214360*	.125	.000	-1.589	-.854
			B. campbelli	.591	.219	.108	-.071	1.253
			B. colombianus	.8796830*	.190	.001	.298	1.462
			B. hyoprora	-1.1463218*	.143	.000	-1.558	-.734
		Bothrocophias hyoprora	B. myersi	-.075	.082	.988	-.309	.159
			B. campbelli	1.7372947*	.197	.000	1.119	2.355
			B. colombianus	2.0260048*	.165	.000	1.492	2.560
			B. microphthalmus	1.1463218*	.143	.000	.734	1.558
REGR factor score 2 for analysis 1	Tamhane	Bothrocophias myersi	B. campbelli	2.7027463*	.196	.000	2.093	3.313
			B. colombianus	2.5167491*	.106	.000	2.186	2.848
			B. microphthalmus	3.0113866*	.152	.000	2.568	3.455
			B. hyoprora	2.9443682*	.100	.000	2.635	3.254
		Bothrocophias campbelli	B. myersi	-2.7027463*	.196	.000	-3.313	-2.093
			B. colombianus	-.186	.186	.982	-.777	.405
			B. microphthalmus	.309	.215	.828	-.340	.957
			B. hyoprora	.242	.183	.896	-.342	.826
		Bothrocophias colombianus	B. myersi	-2.5167491*	.106	.000	-2.848	-2.186
			B. campbelli	.186	.186	.982	-.405	.777
			B. microphthalmus	.4946375*	.139	.008	.088	.902
			B. hyoprora	.4276191*	.079	.000	.184	.671
		Bothrocophias	B. mversi	-3.0113866*	.152	.000	-3.455	-2.568

Variable Dependiente	(I) Especies	(J) Especies	Diferencia de Medias (I-J)	Error Estándar	Sig.	95% Confidence Interval	
						Lower Bound	Upper Bound
REGR factor score 3 for analysis 1	microphthalmus	<i>B. campbelli</i>	-.309	.215	.828	-.957	.340
		<i>B. colombianus</i>	-.4946375*	.139	.008	-.902	-.088
		<i>B. hyoprora</i>	-.067	.134	1.000	-.458	.324
		<i>B. myersi</i>	-2.9443682*	.100	.000	-3.254	-2.635
		<i>B. campbelli</i>	-.242	.183	.896	-.826	.342
		<i>B. colombianus</i>	-.4276191*	.079	.000	-.671	-.184
		<i>B. microphthalmus</i>	.067	.134	1.000	-.324	.458
	Bothrocophias hyoprora						
	Bothrocophias myersi	<i>B. campbelli</i>	-.9108068*	.155	.000	-1.388	-.433
		<i>B. colombianus</i>	-.011	.129	1.000	-.440	.419
		<i>B. microphthalmus</i>	1.2152323*	.239	.000	.516	1.914
		<i>B. hyoprora</i>	.187	.144	.902	-.263	.636
	Bothrocophias campbelli	<i>B. myersi</i>	.9108068*	.155	.000	.433	1.388
		<i>B. colombianus</i>	.9001886*	.091	.000	.608	1.192
		<i>B. microphthalmus</i>	2.1260391*	.221	.000	1.480	2.772
		<i>B. hyoprora</i>	1.0976539*	.110	.000	.769	1.427
	Bothrocophias colombianus	<i>B. myersi</i>	.011	.129	1.000	-.419	.440
		<i>B. campbelli</i>	-.9001886*	.091	.000	-1.192	-.608
		<i>B. microphthalmus</i>	1.2258505*	.204	.000	.623	1.829
		<i>B. hyoprora</i>	.197	.070	.058	-.004	.399
	Bothrocophias microphthalmus	<i>B. myersi</i>	-1.2152323*	.239	.000	-1.914	-.516
		<i>B. campbelli</i>	-2.1260391*	.221	.000	-2.772	-1.480
		<i>B. colombianus</i>	-1.2258505*	.204	.000	-1.829	-.623
		<i>B. hyoprora</i>	-1.0283852*	.213	.000	-1.653	-.404
	Bothrocophias hyoprora	<i>B. myersi</i>	-.187	.144	.902	-.636	.263
		<i>B. campbelli</i>	-1.0976539*	.110	.000	-1.427	-.769
		<i>B. colombianus</i>	-.197	.070	.058	-.399	.004
		<i>B. microphthalmus</i>	1.0283852*	.213	.000	.404	1.653

FIGURAS

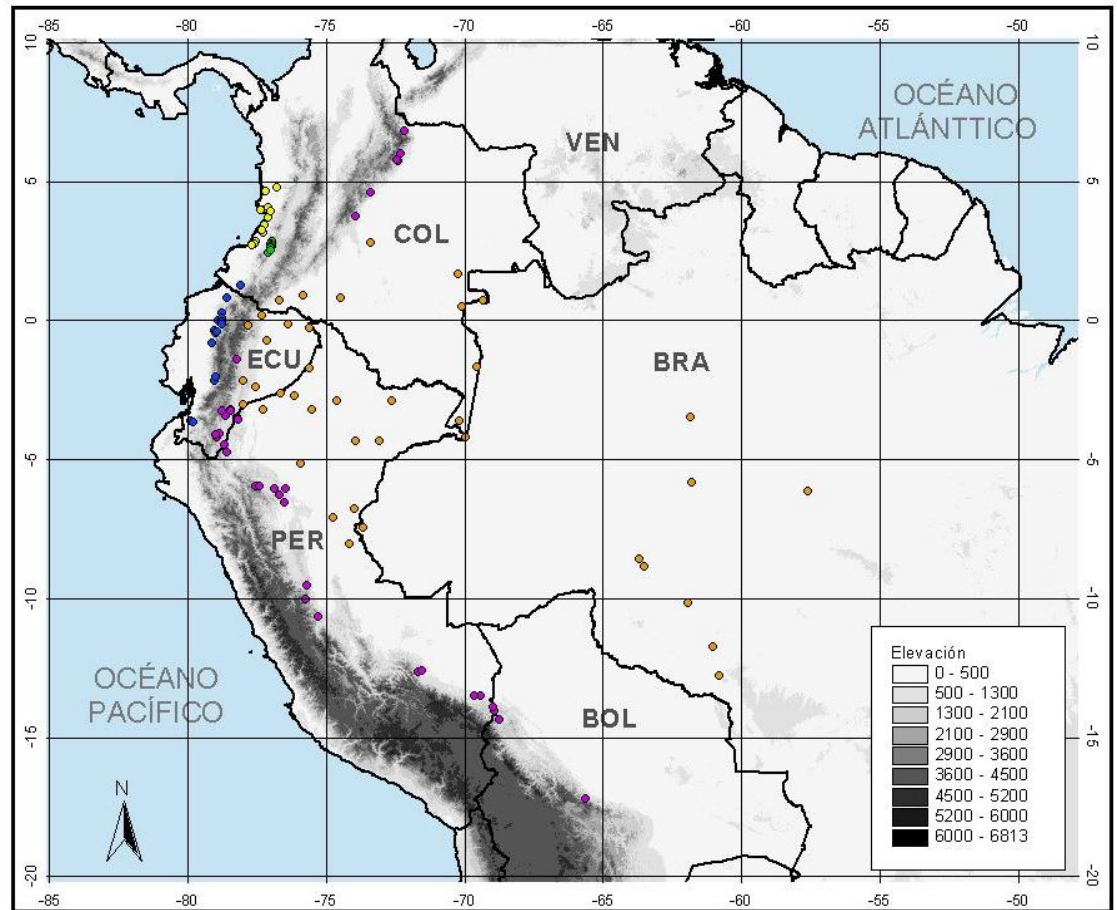


Figura 9. Registros de ocurrencia de las especies del Género *Bothrocophias*. Puntos Amarillos = *Bothrocophias myersi*; Puntos Verdes = *B. colombianus*; Puntos Azules = *B. campbelli*; Puntos Morados = *B. microphthalmus*; Puntos Anaranjados = *B. hyoprora*; VEN = Venezuela; COL = Colombia; ECU = Ecuador; PER = Perú; BOL = Bolivia; BRA = Brasil.

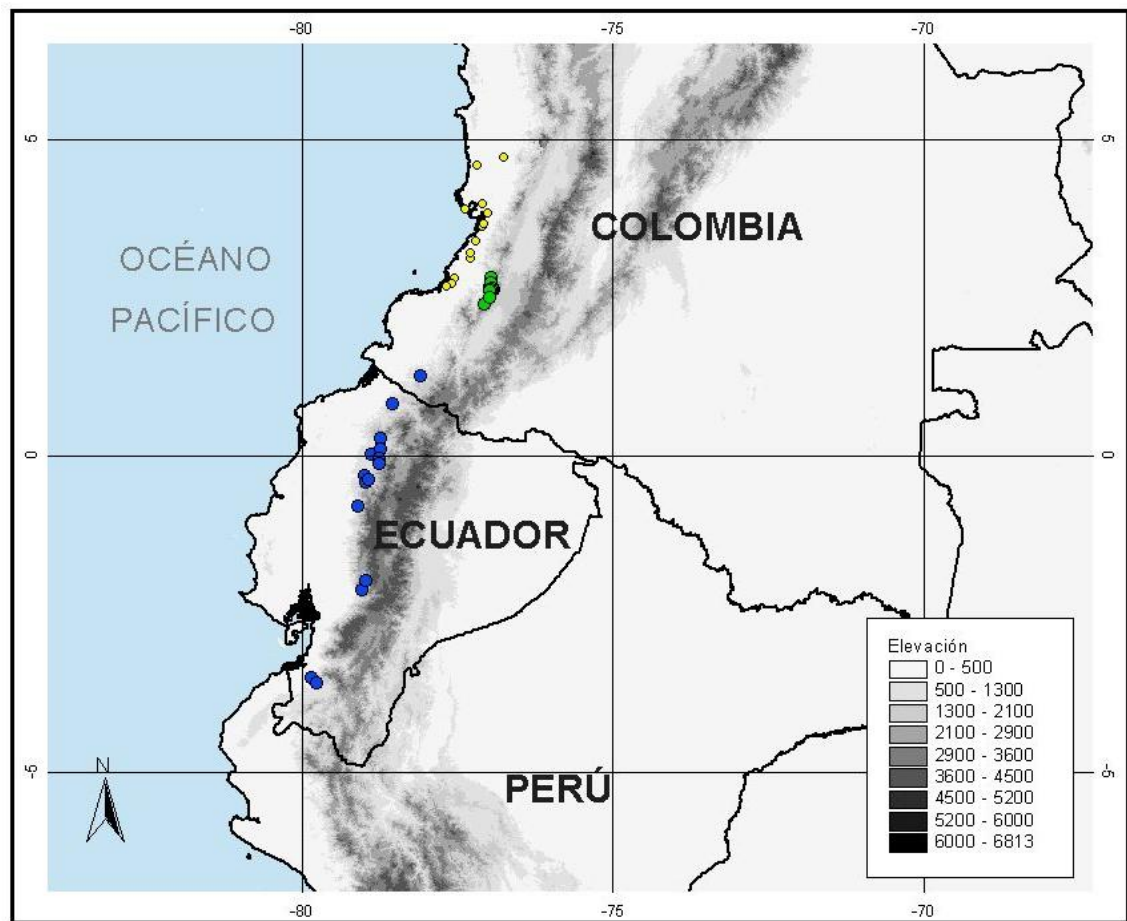


Figura 10. Registros de ocurrencia de las especies del Género *Bothrocophias* que habitan ecosistemas Trans-Andinos. Puntos Amarillos = *Bothrocophias myersi*; Puntos Verdes = *B. colombianus*; Puntos Azules = *B. campbelli*.

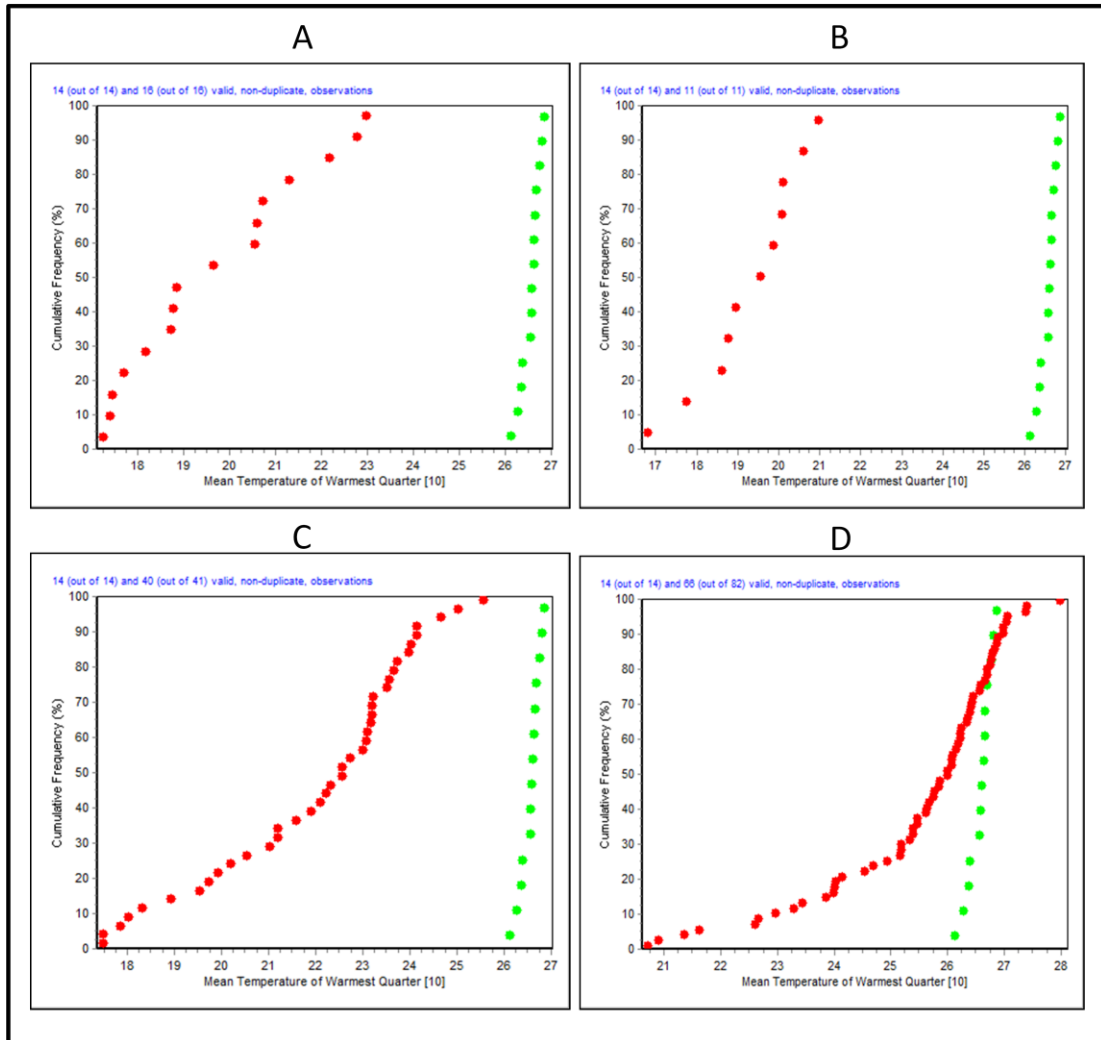


Figura 11. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D – *Bothrocophias hyoprora*.

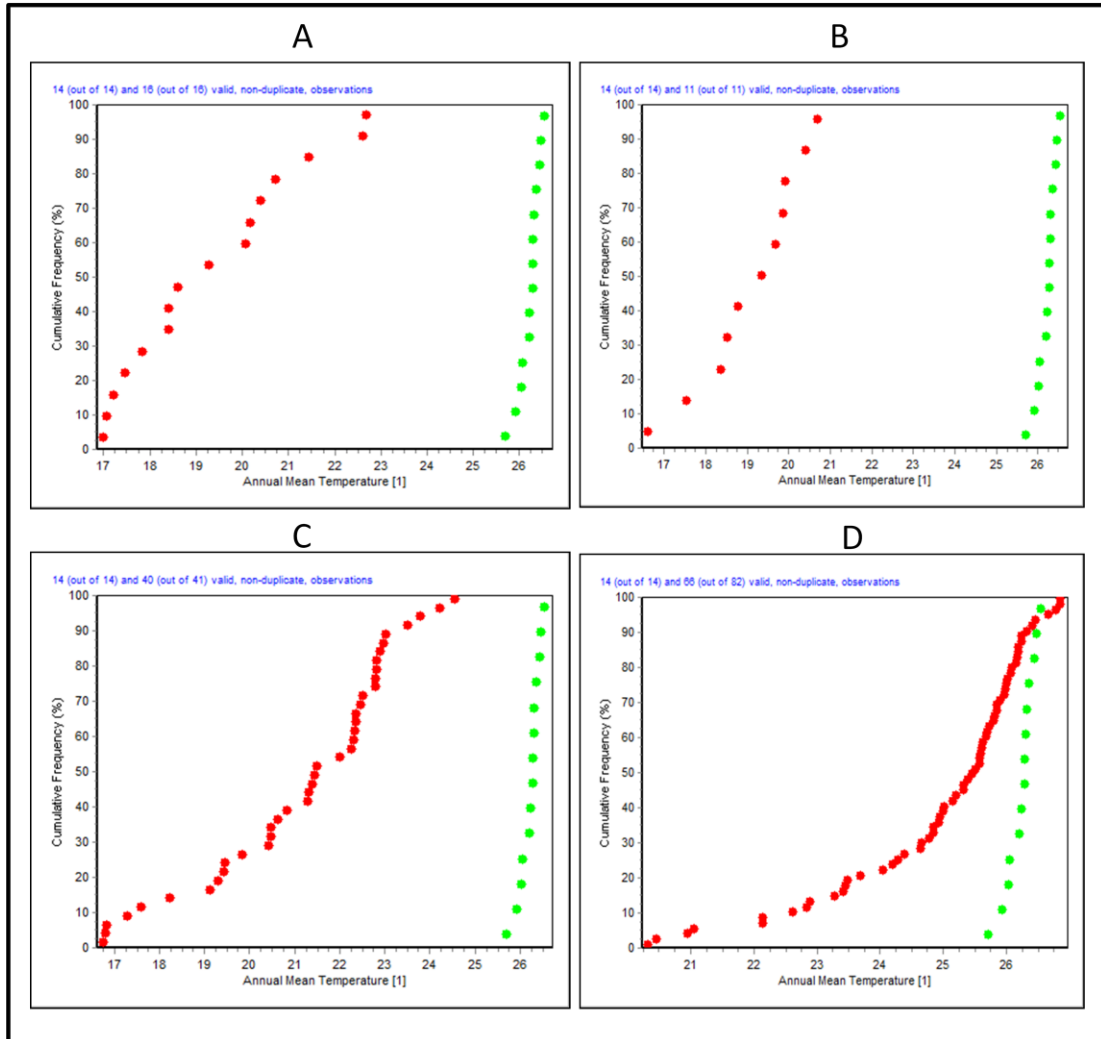


Figura 12. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D – *Bothrocophias hyoprora*.

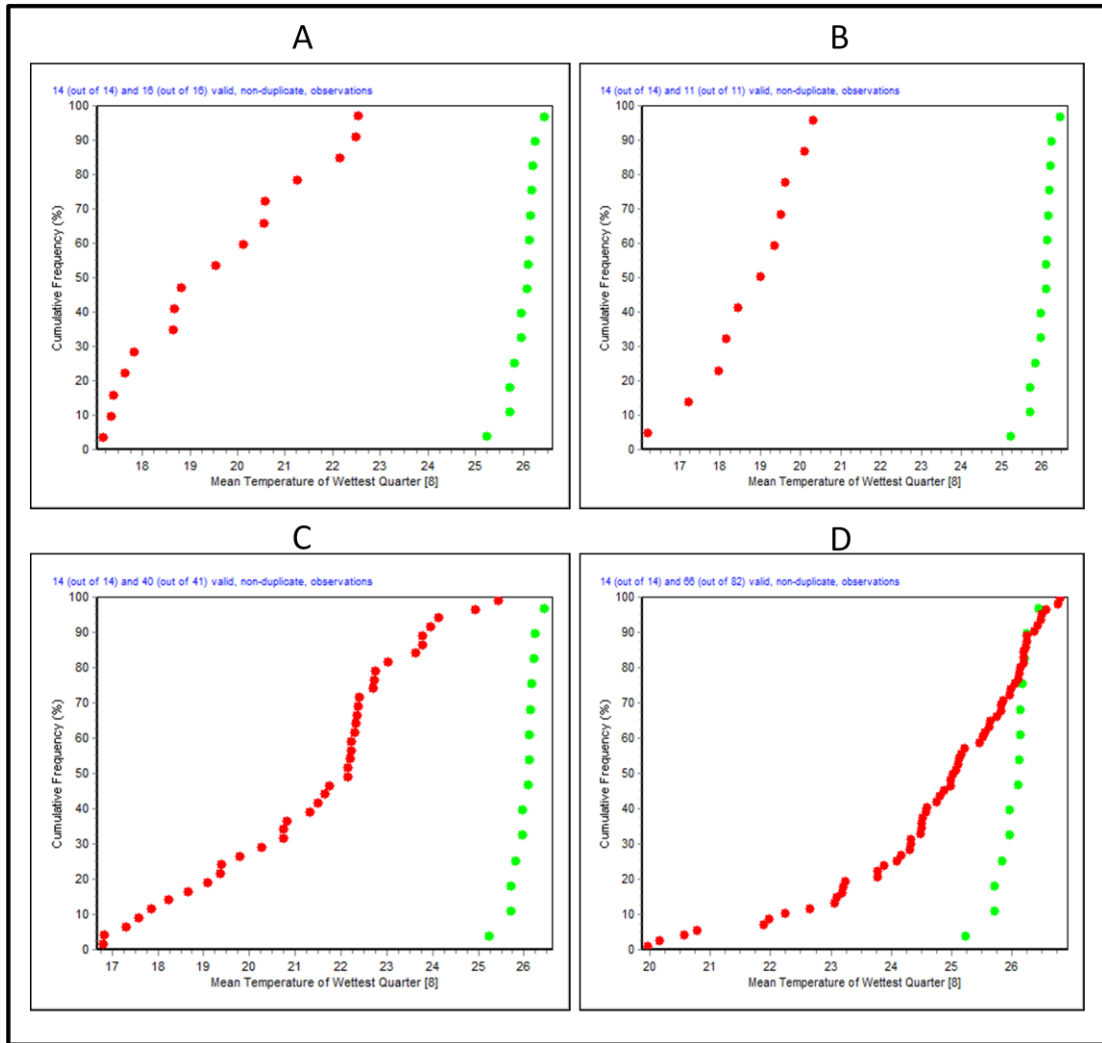


Figura 13. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*.

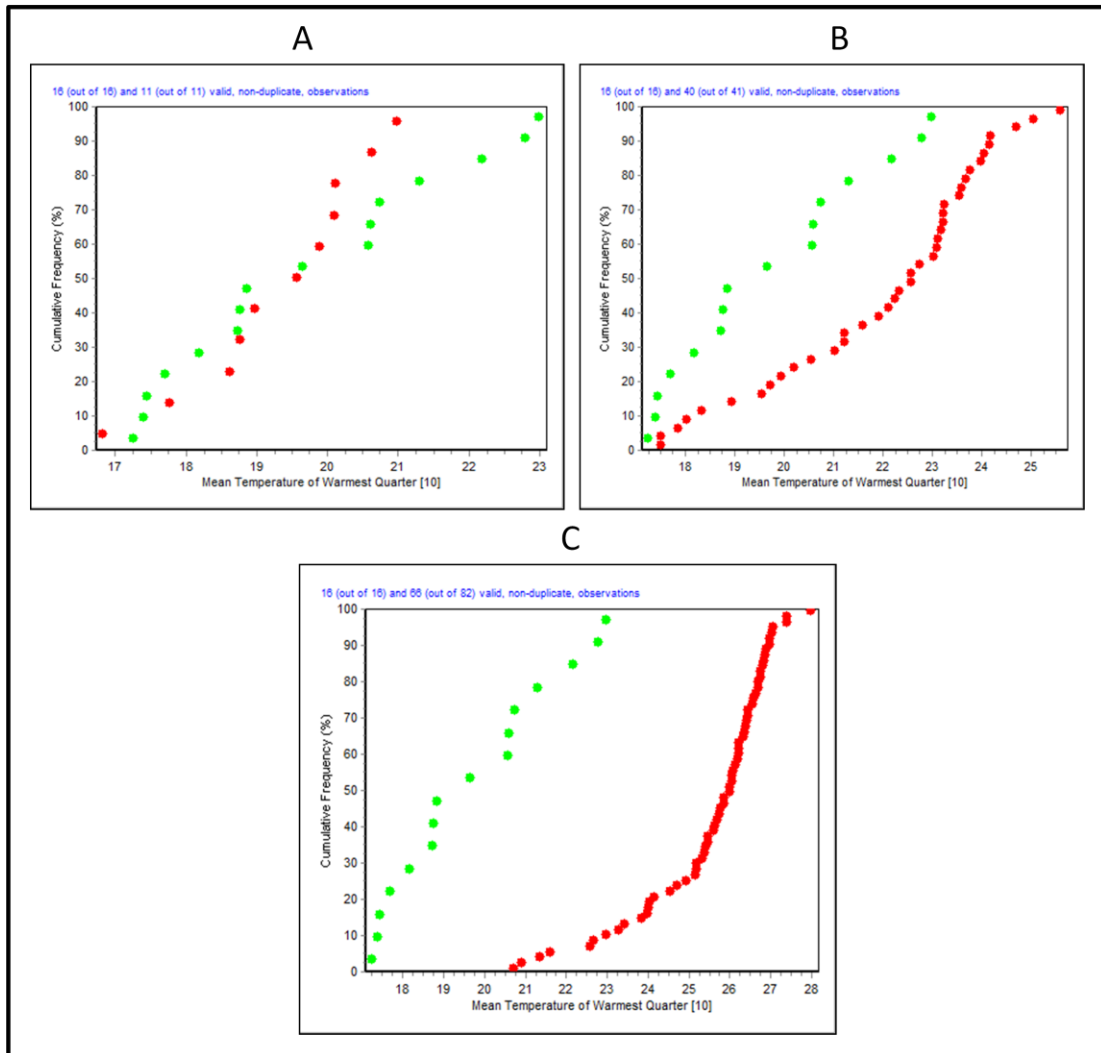


Figura 14. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C – *Bothrocophias hyoprora*.

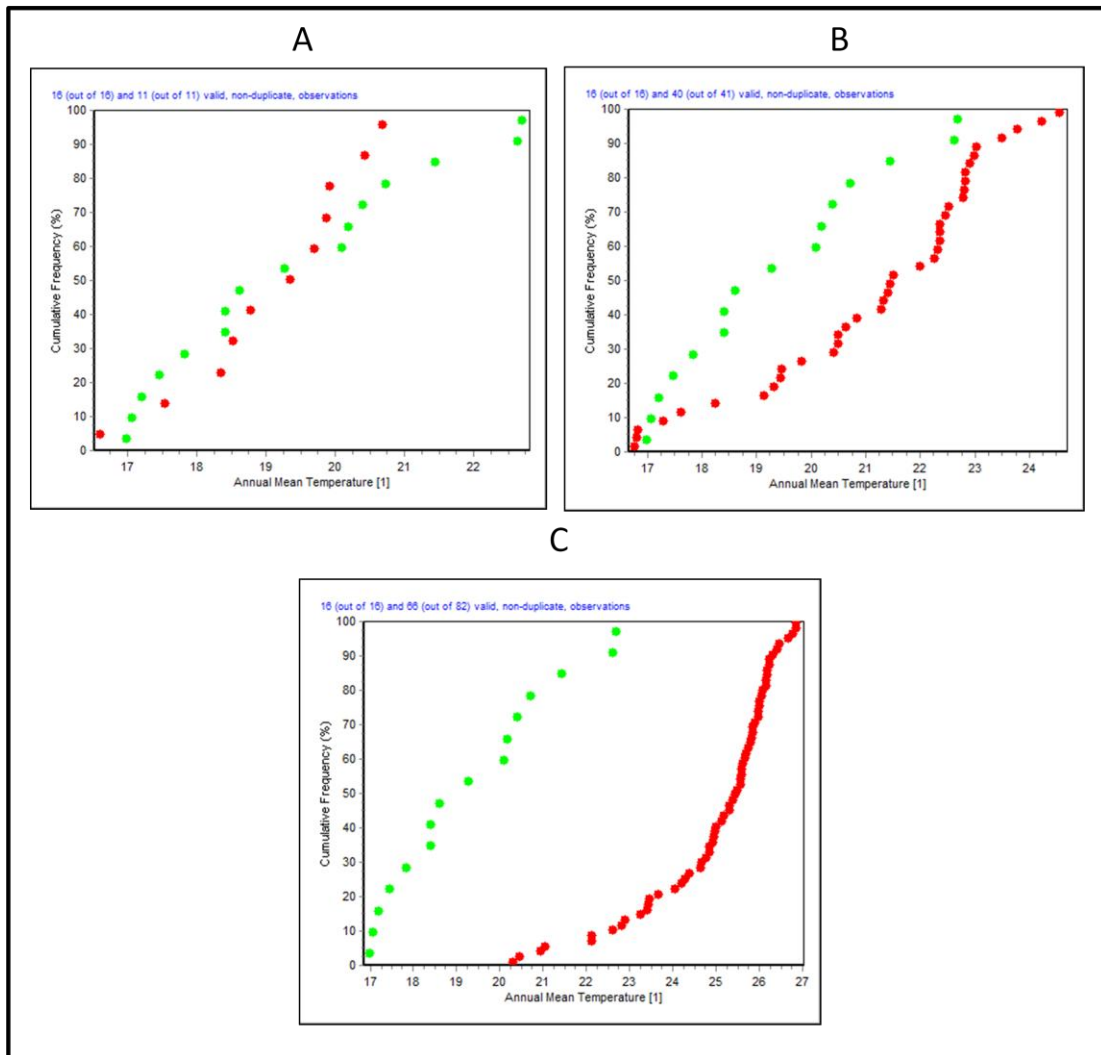


Figura 15. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

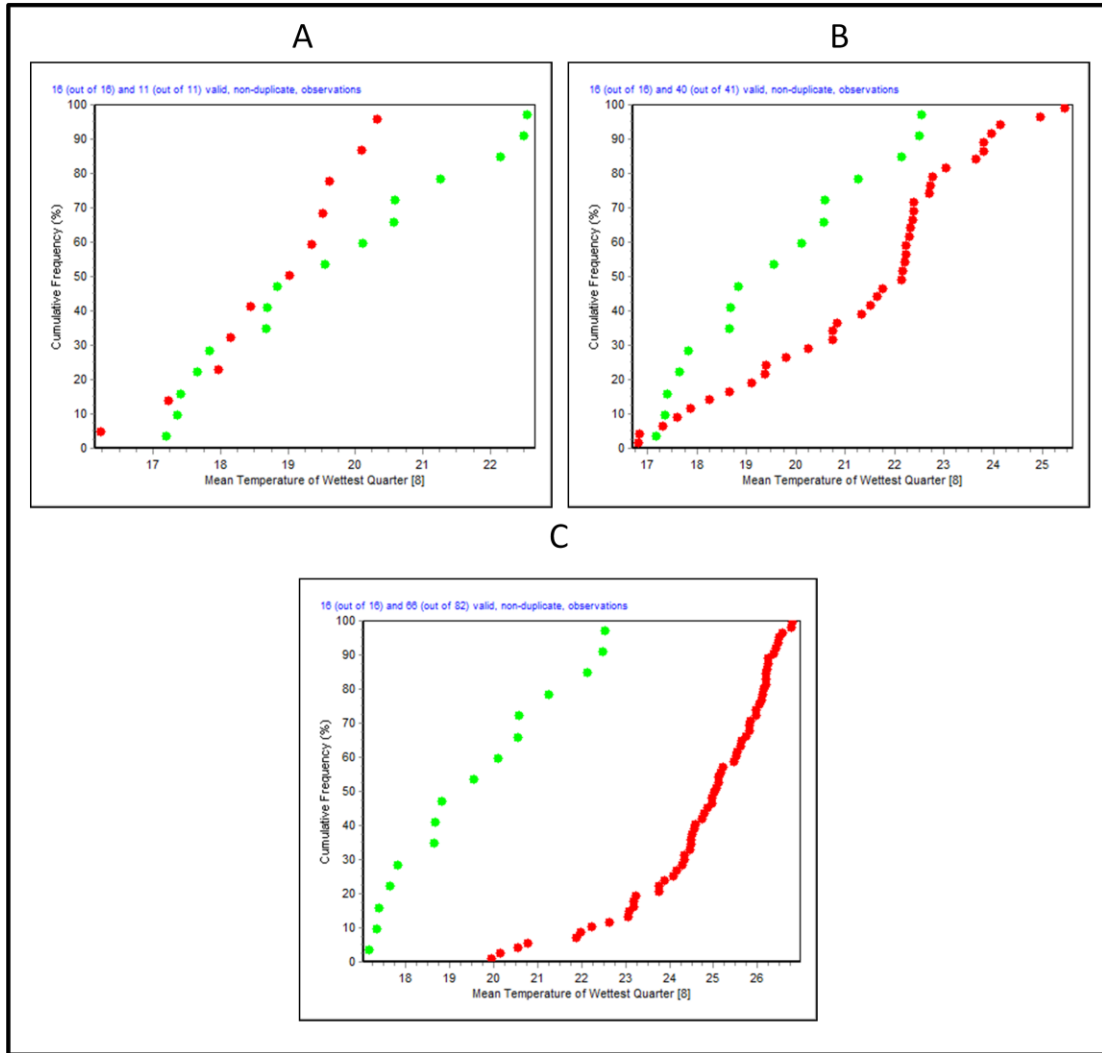


Figura 16. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

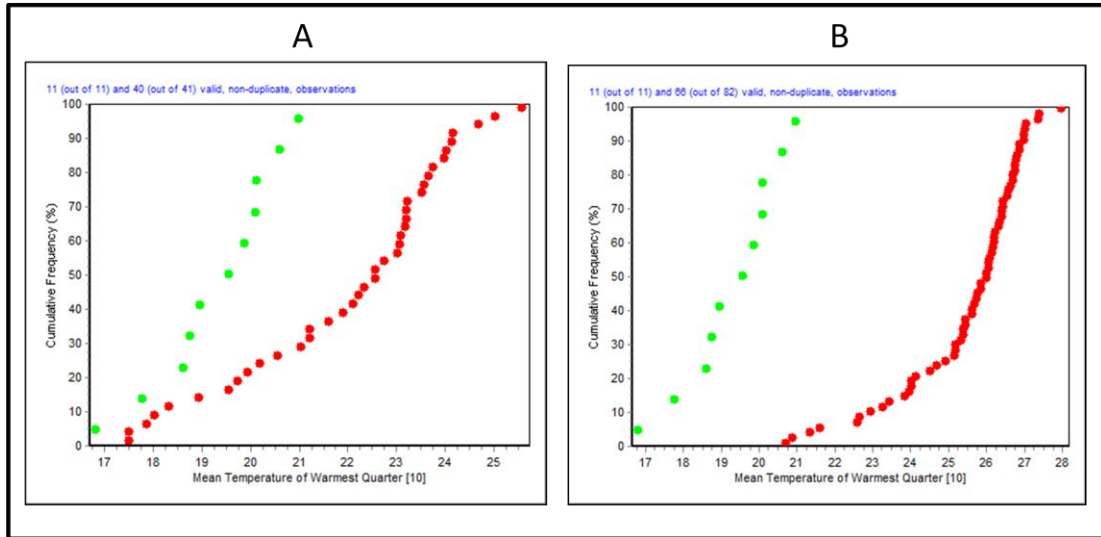


Figura 17. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

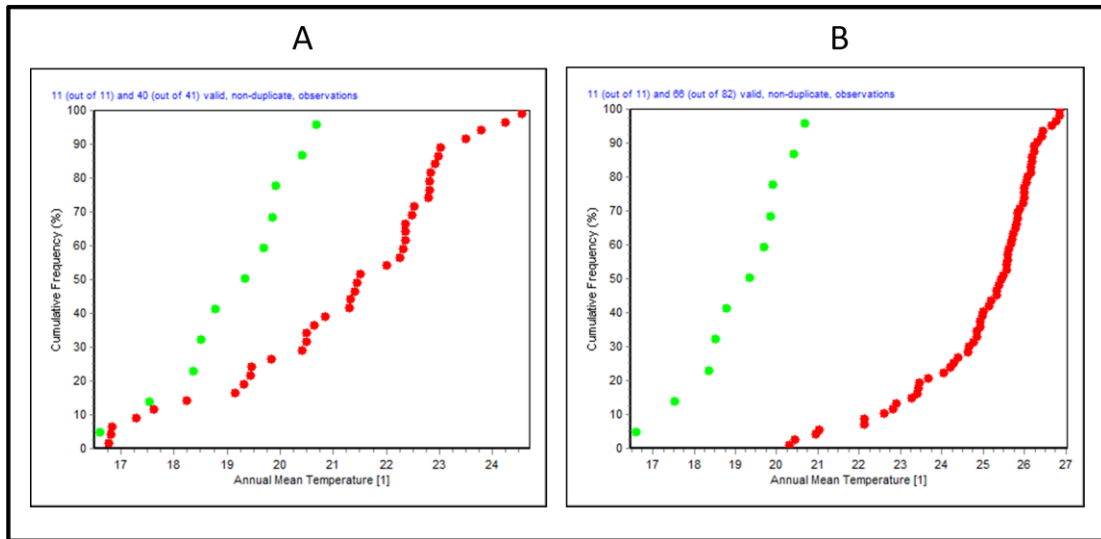


Figura 18. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

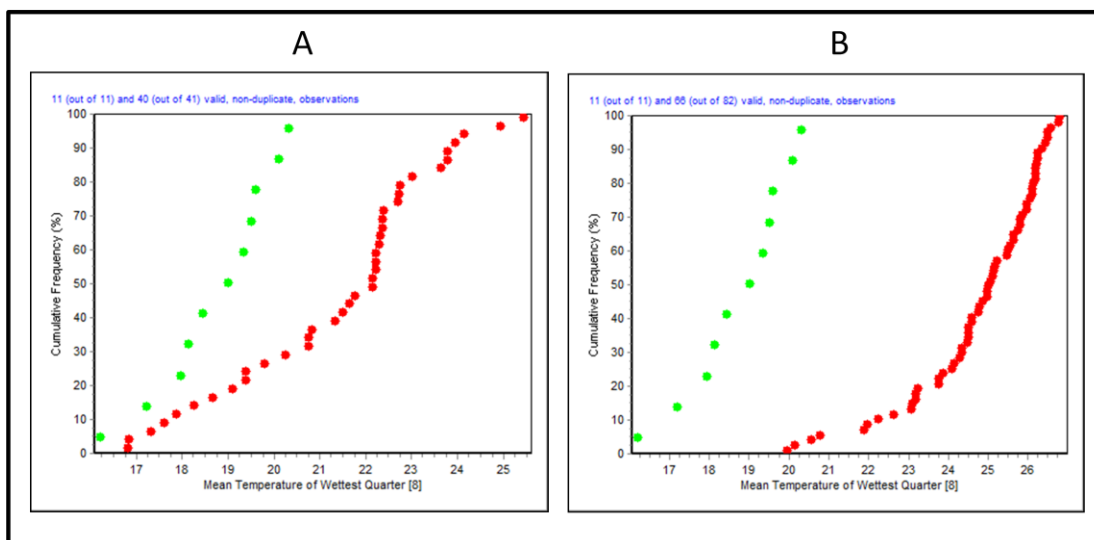


Figura 19. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

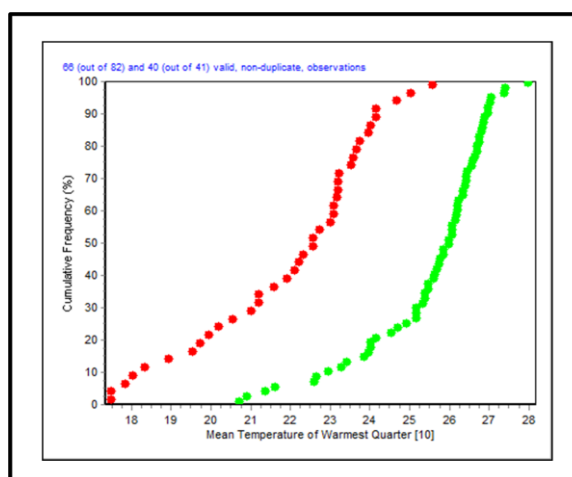


Figura 20. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Cálidos del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

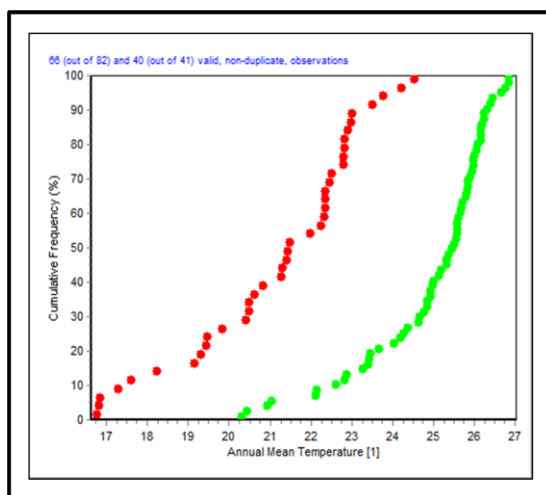


Figura 21. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media Anual. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

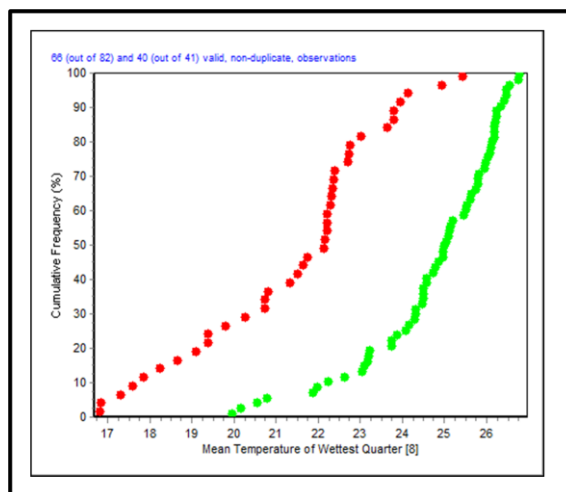


Figura 22. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Temperatura Media de los Tres Meses Más Húmedos del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

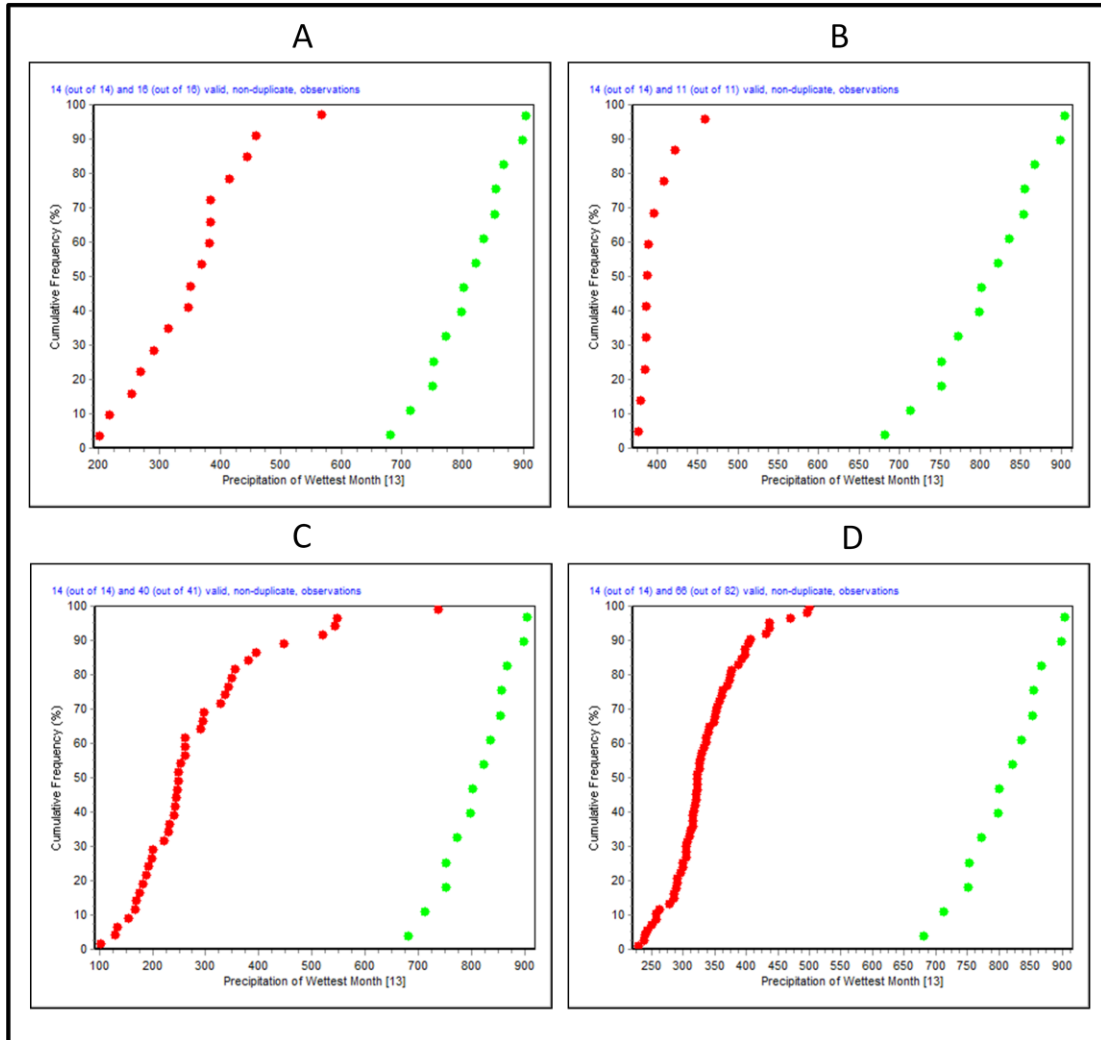


Figura 23. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D – *Bothrocophias hyoprora*.

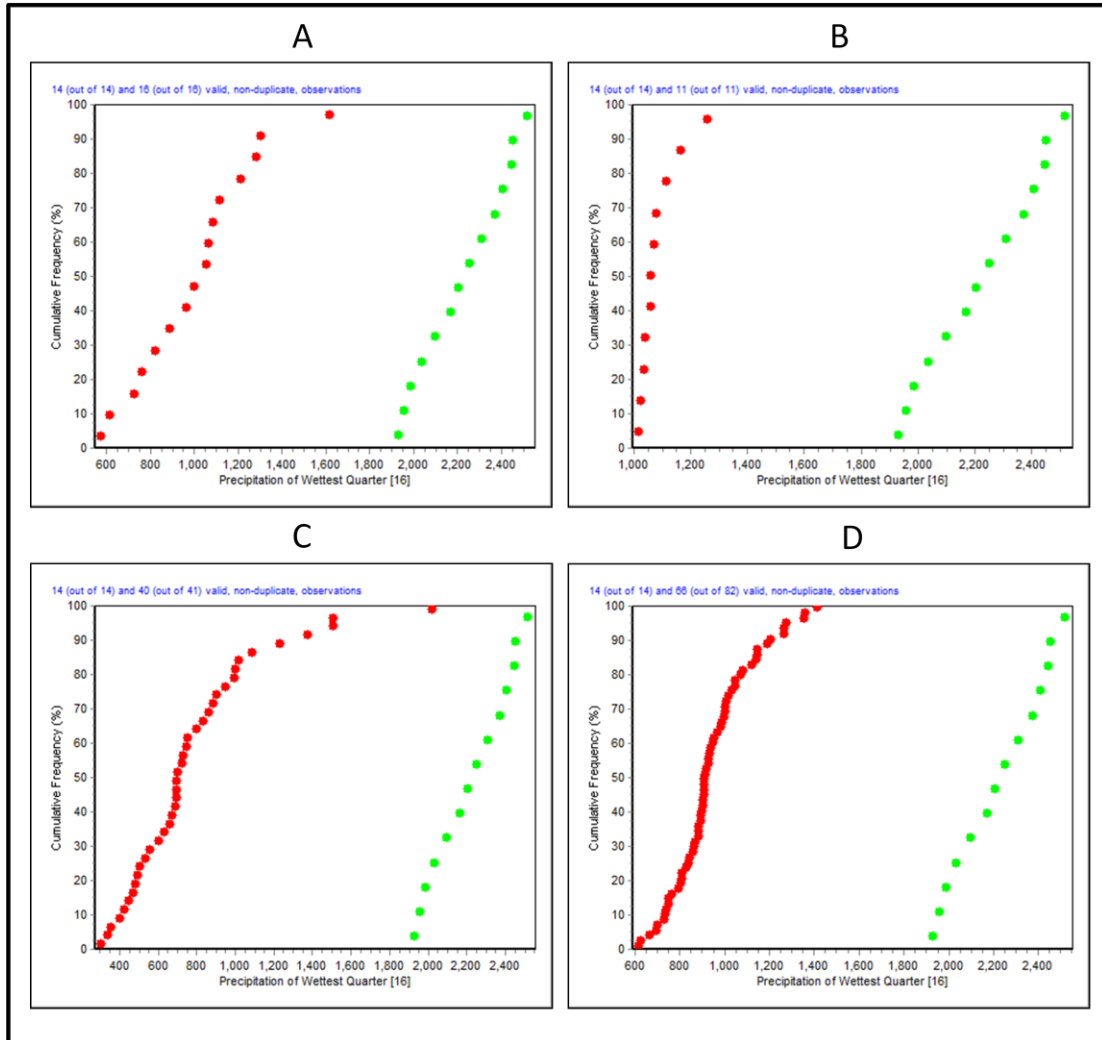


Figura 24. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*.

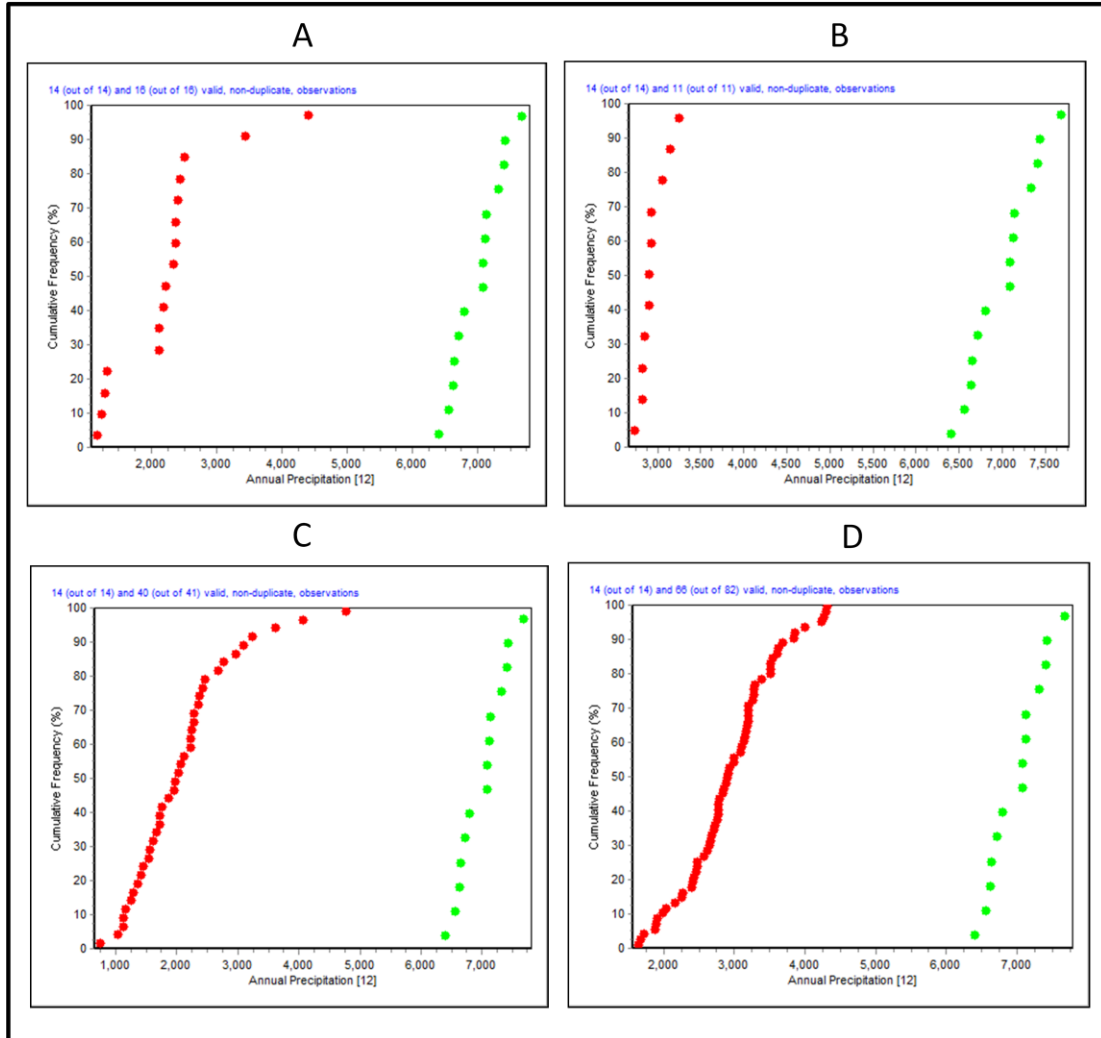


Figura 25. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*.

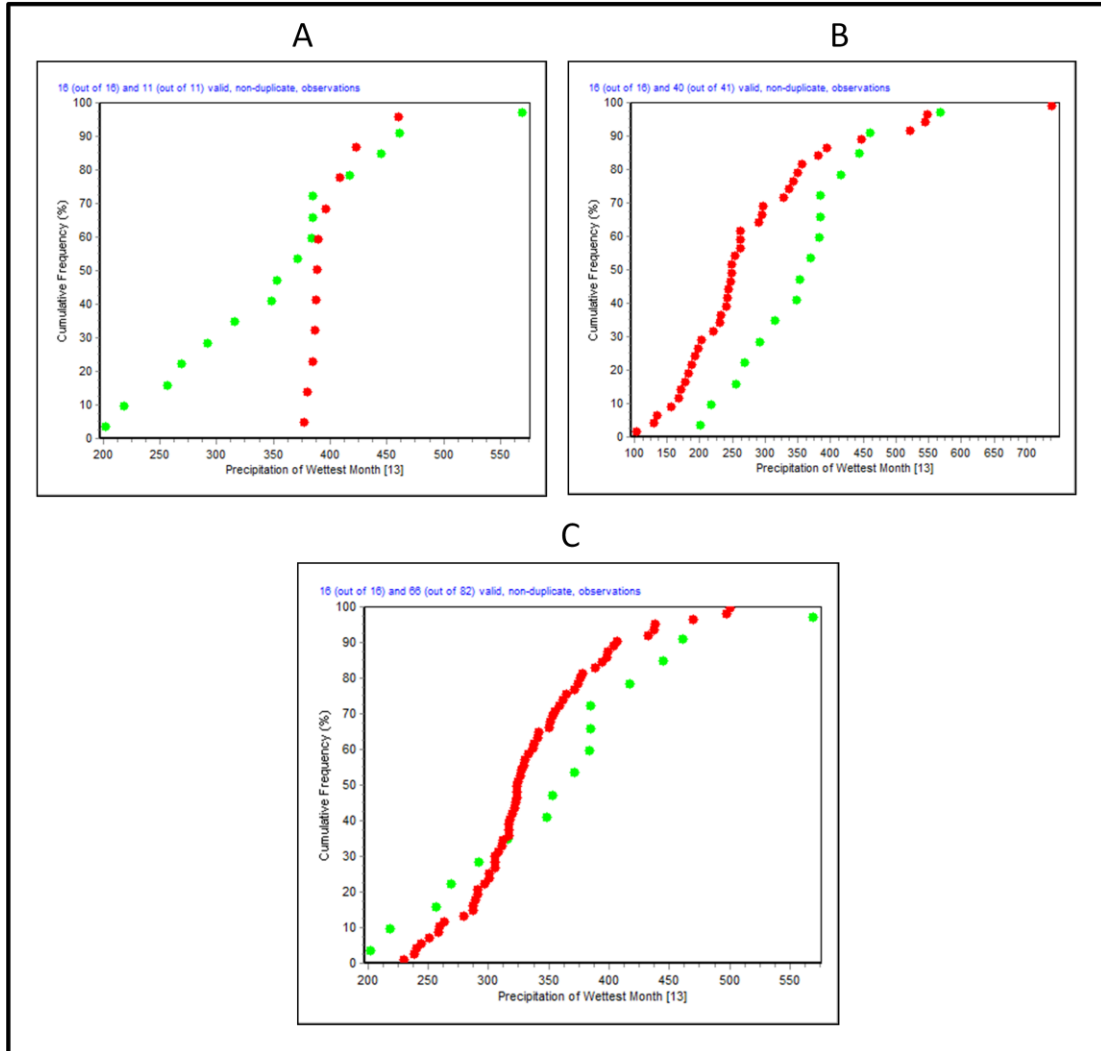


Figura 26. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

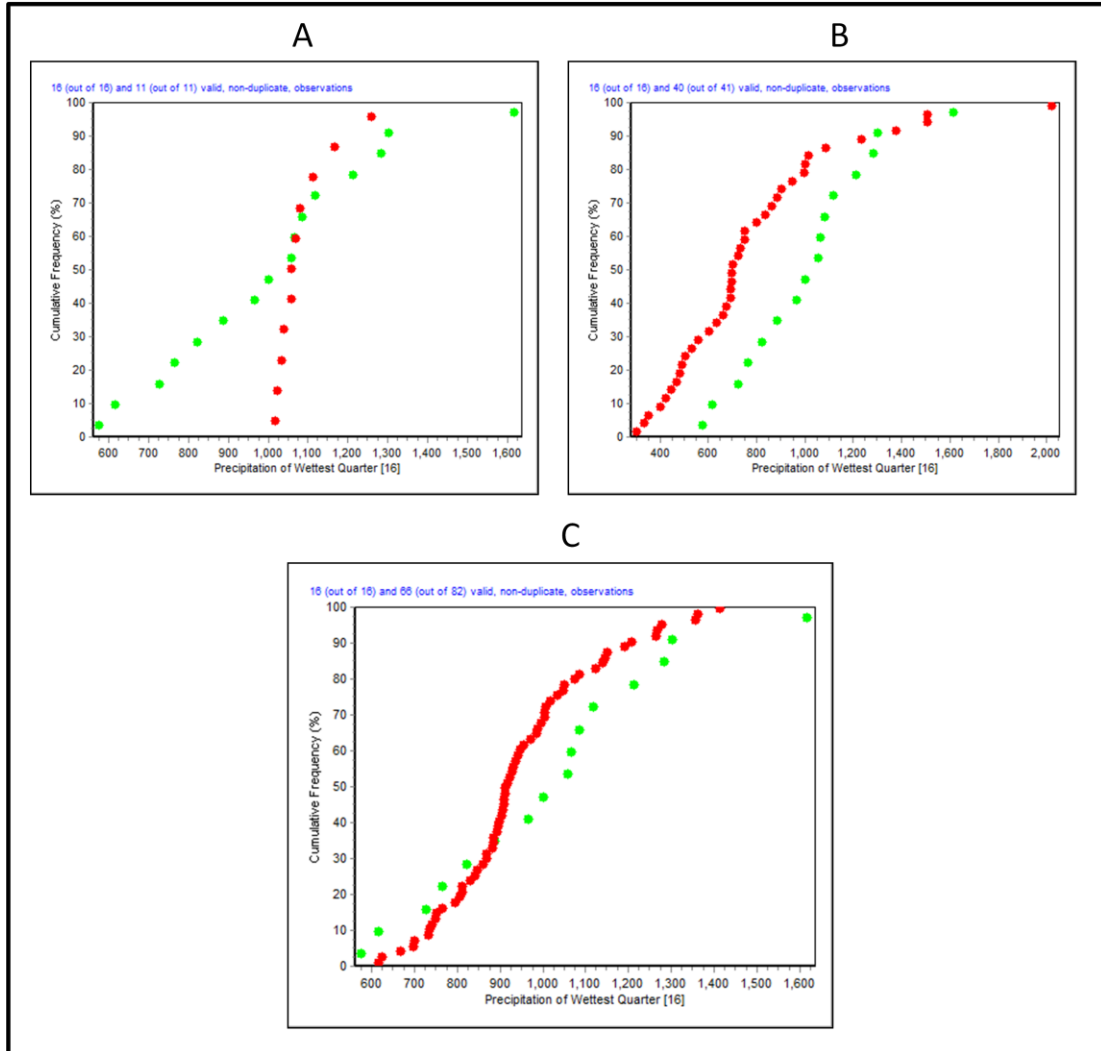


Figura 27. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C – *Bothrocophias hyoprora*.

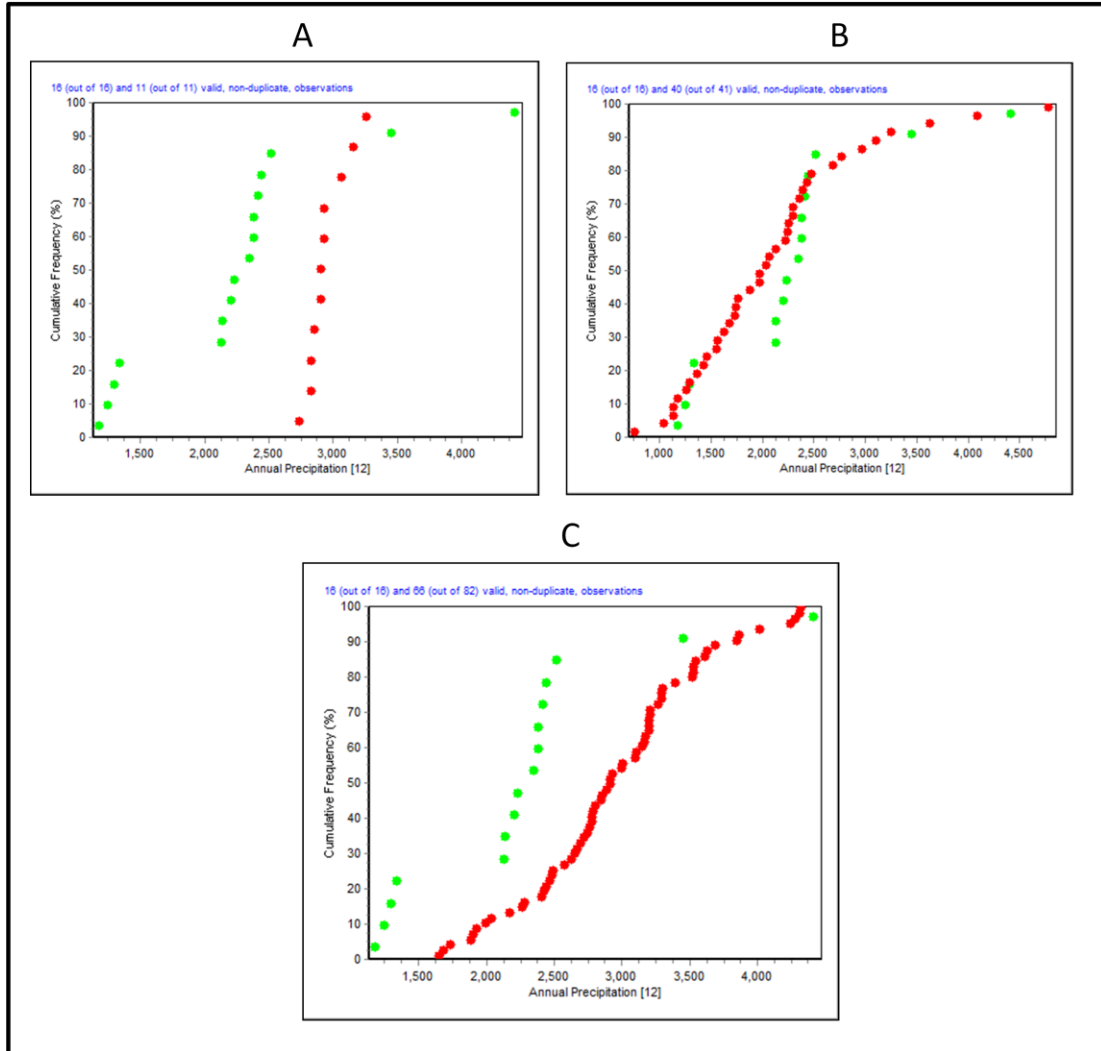


Figura 28. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

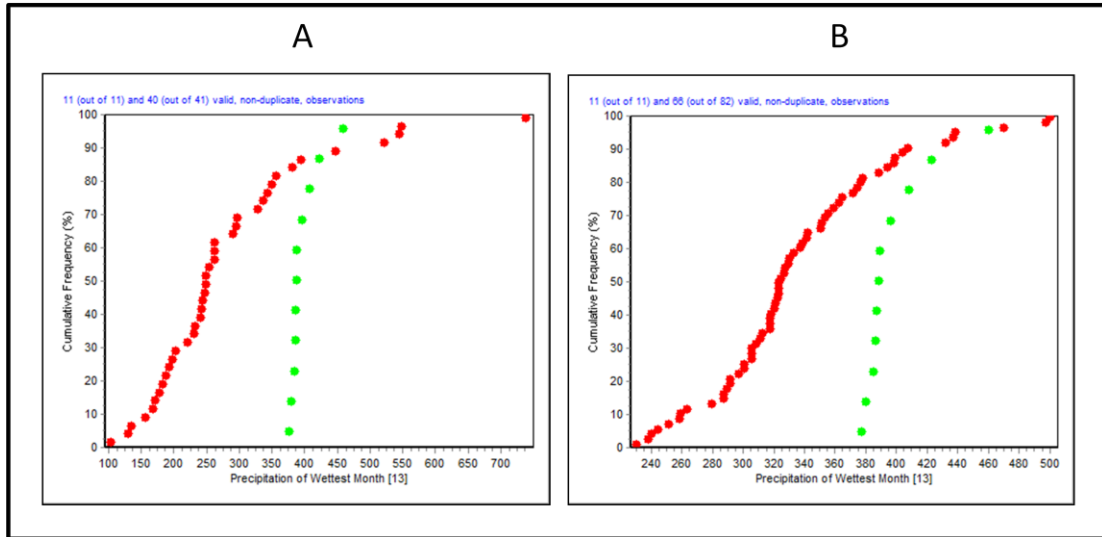


Figura 29. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

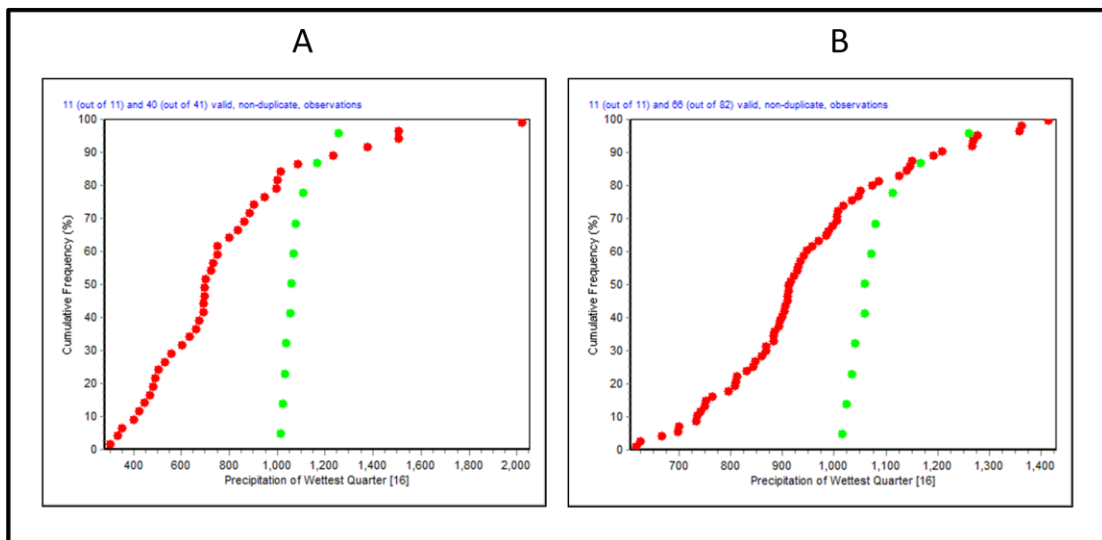


Figura 30. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos del Año. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

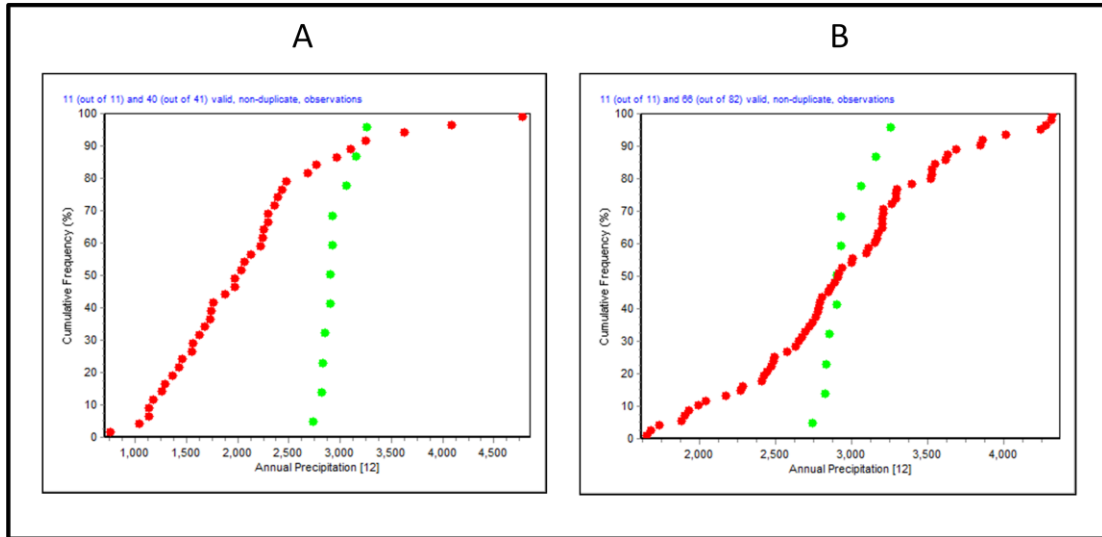


Figura 31. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

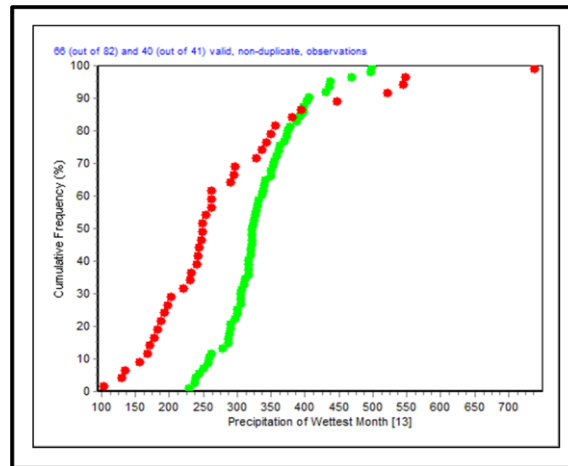


Figura 32. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación del Mes Más Húmedo del Año. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

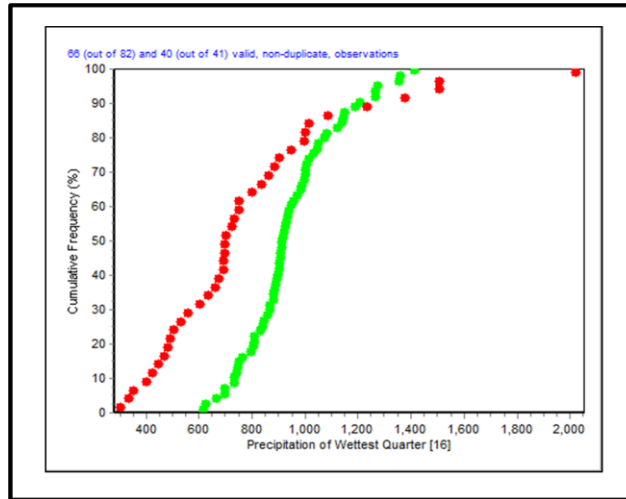


Figura 33. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación de los Tres Meses Más Húmedos. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

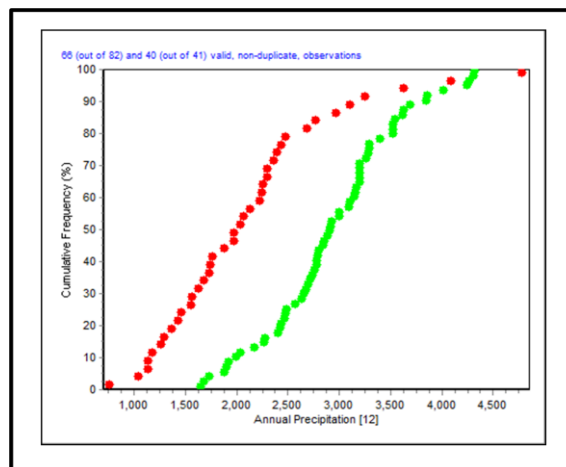


Figura 34. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Precipitación Anual. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

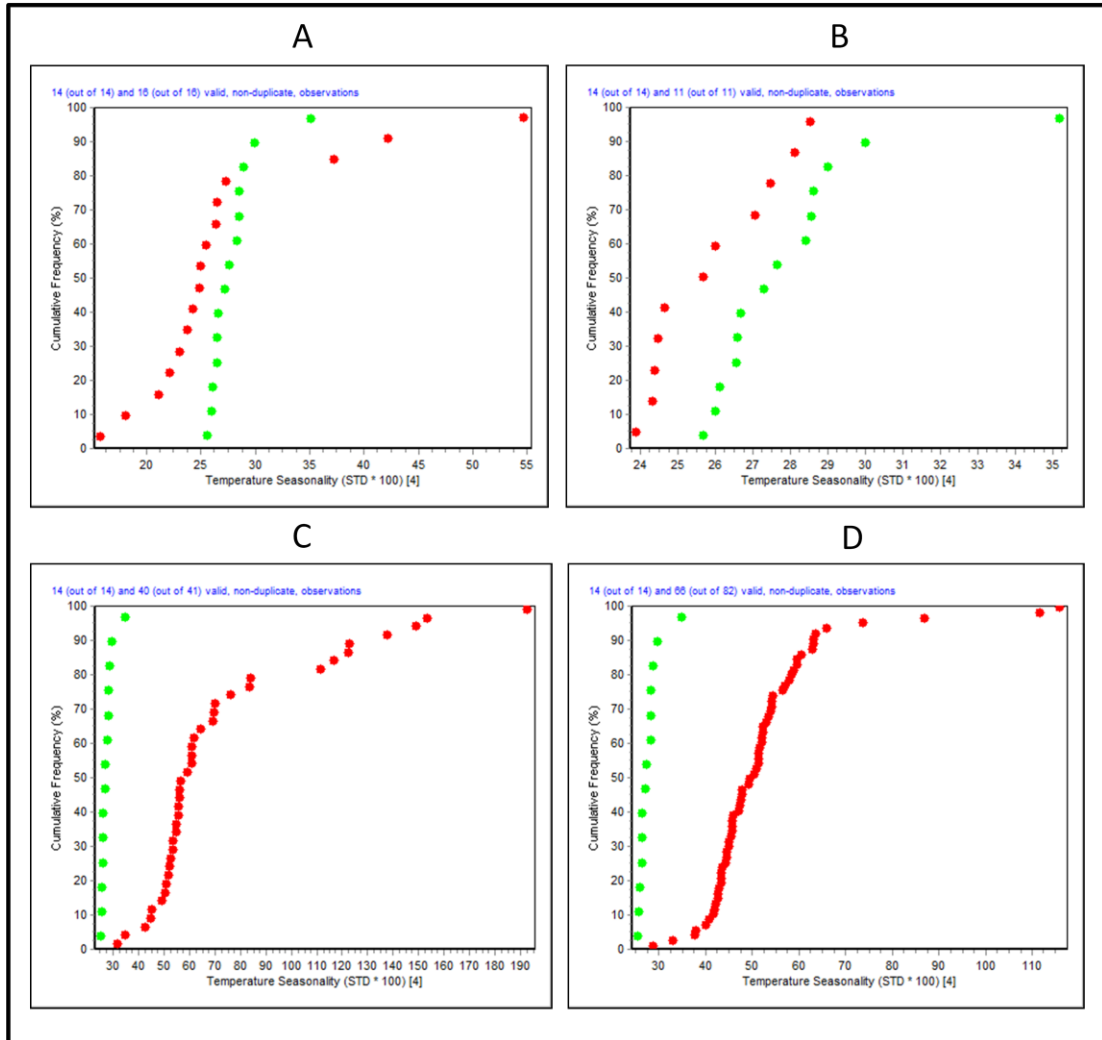


Figura 35. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D – *Bothrocophias hyoprora*.

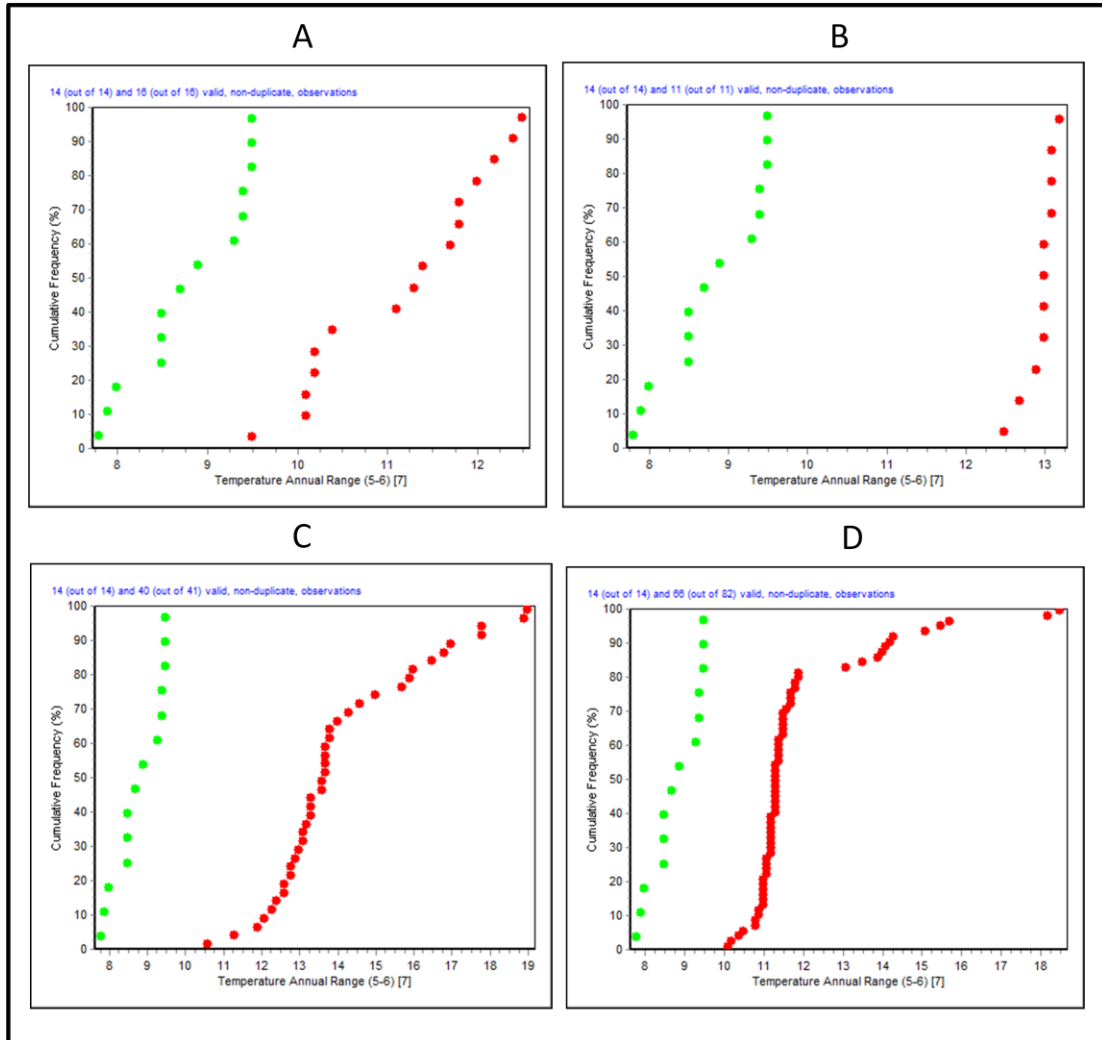


Figura 36. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias myersi* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias campbelli*; B – *Bothrocophias colombianus*; C – *Bothrocophias microphthalmus*; D - *Bothrocophias hyoprora*.

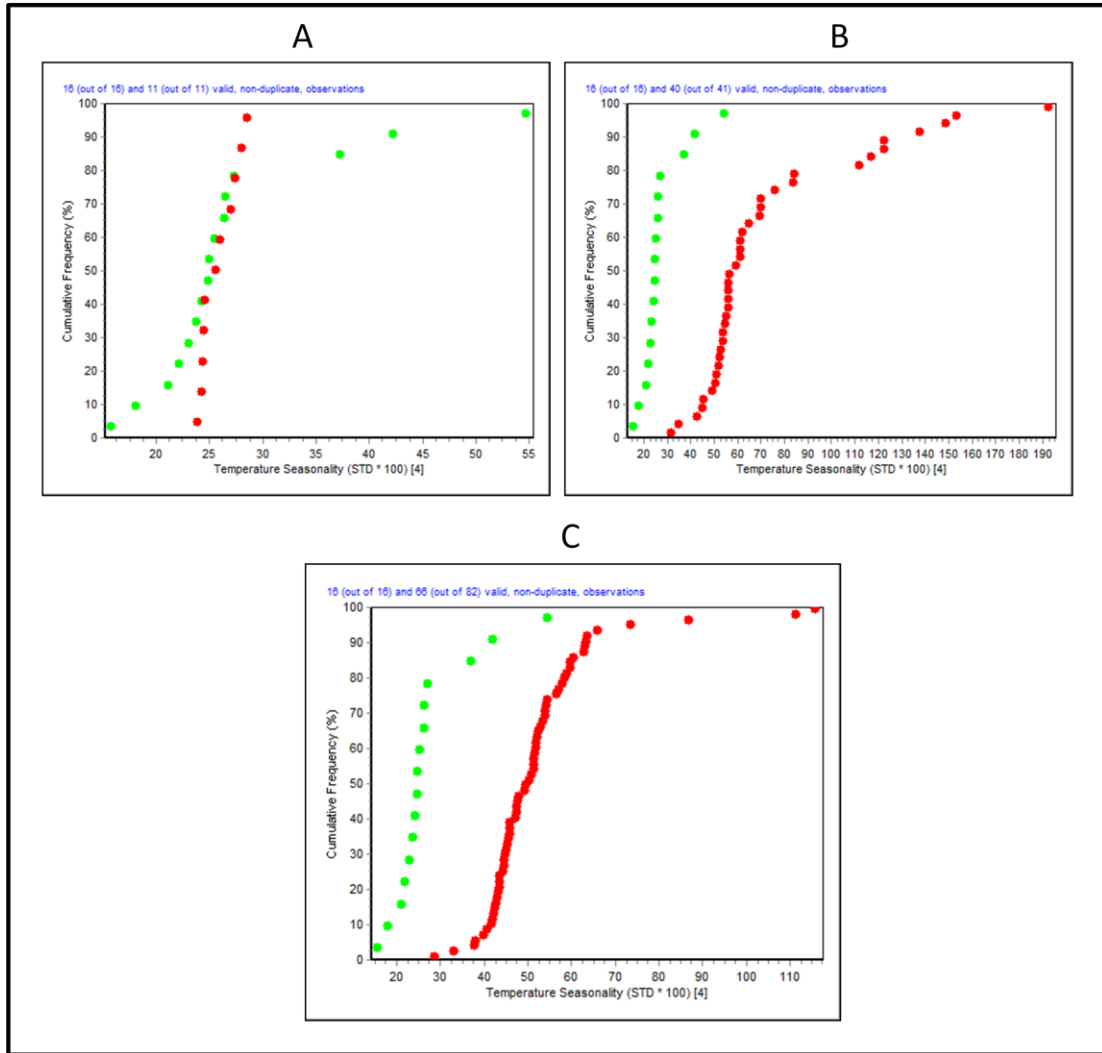


Figura 37. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

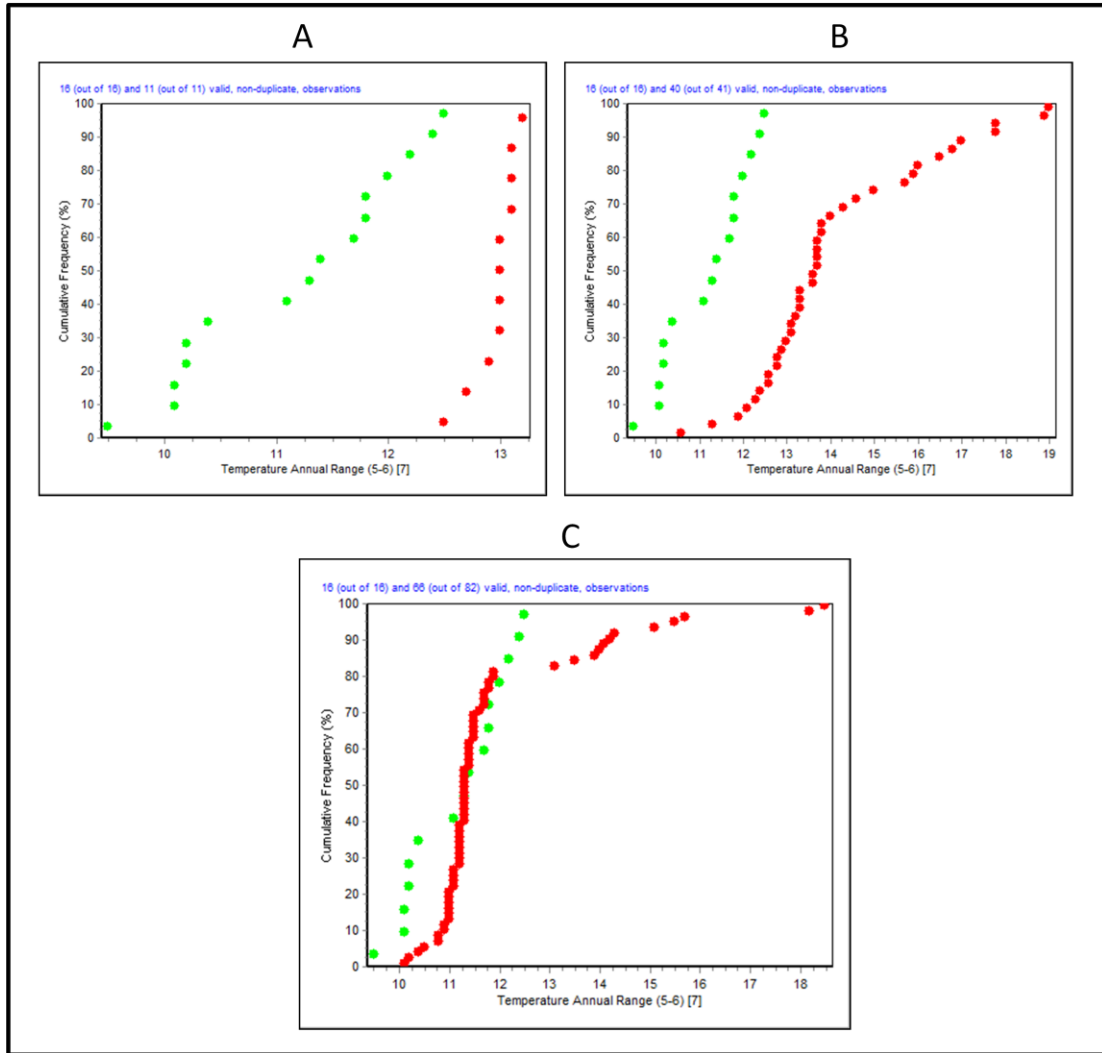


Figura 38. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias campbelli* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias colombianus*; B – *Bothrocophias microphthalmus*; C - *Bothrocophias hyoprora*.

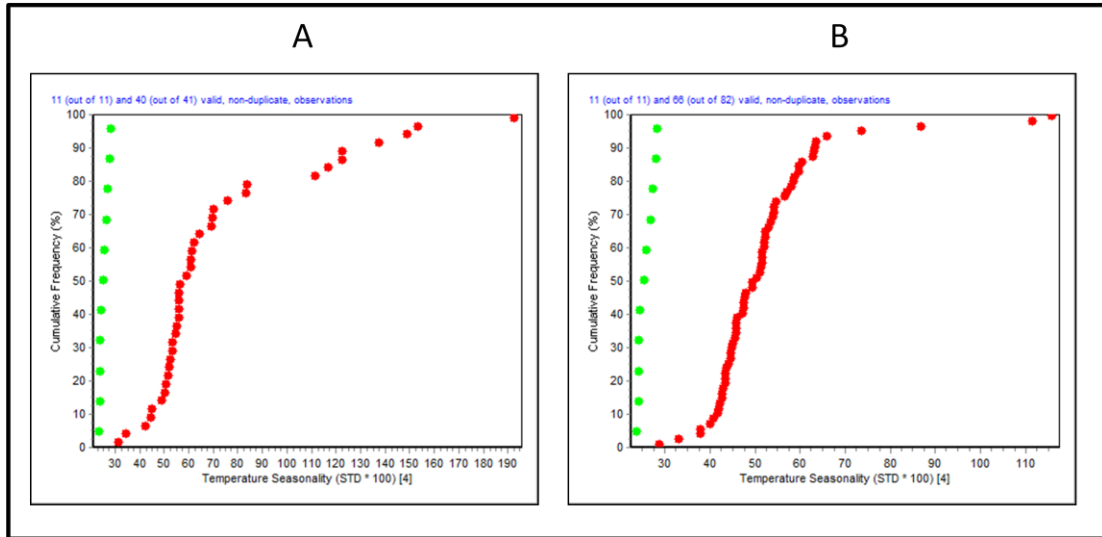


Figura 39. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

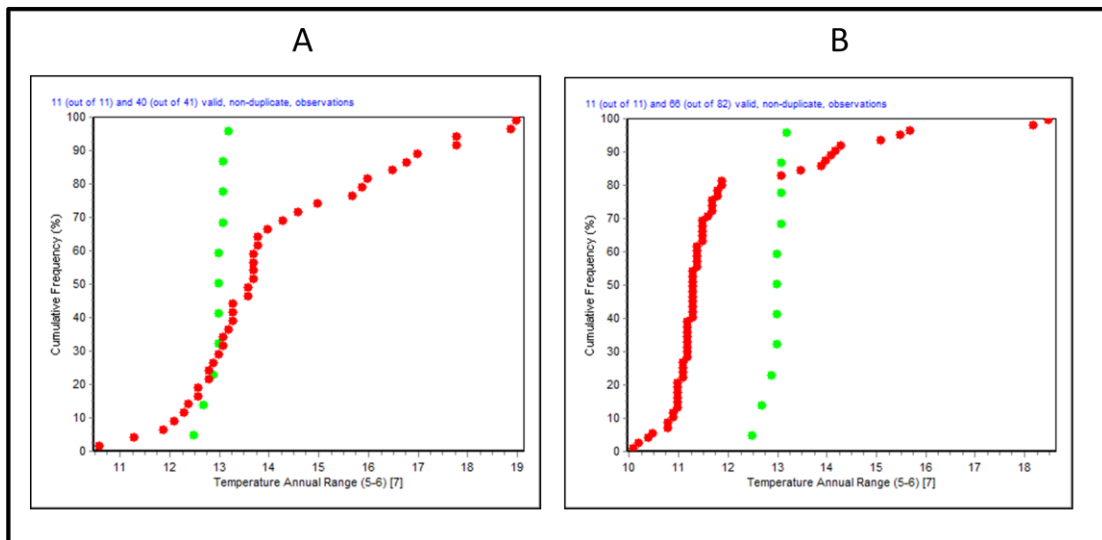


Figura 40. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. En todos los cuadros *Bothrocophias colombianus* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a la especie: A – *Bothrocophias microphthalmus*; B - *Bothrocophias hyoprora*.

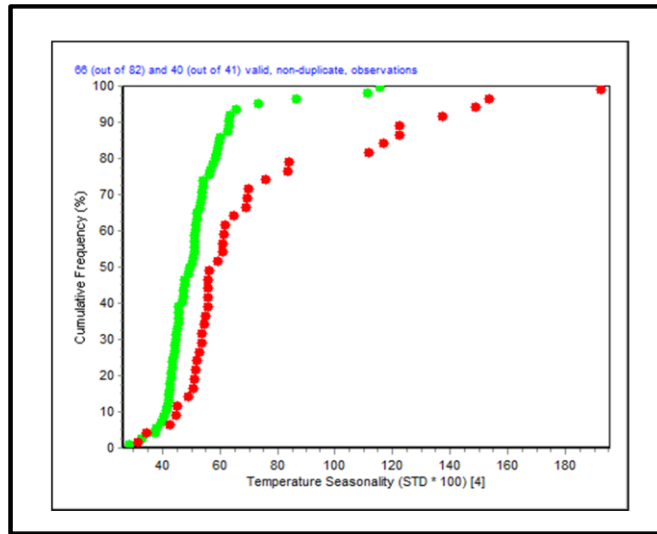


Figura 41. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo a la Estacionalidad de la Temperatura. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.

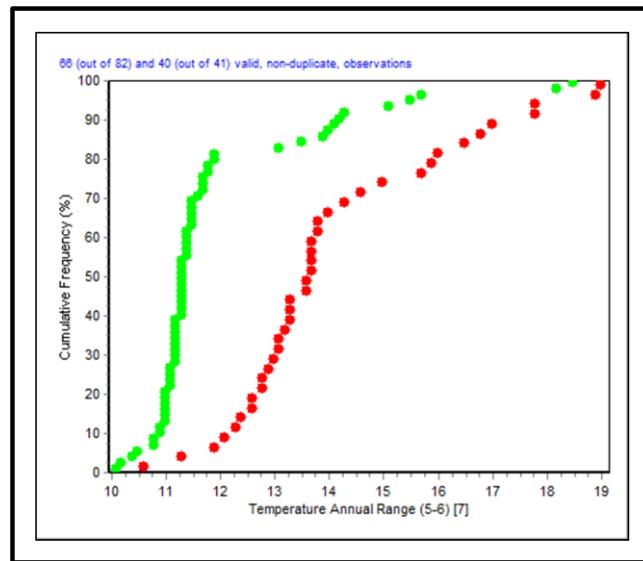


Figura 42. Distribución del Género en el Espacio Ambiental de acuerdo al Rango Anual de la Temperatura. *Bothrocophias hyoprora* está representada por puntos verdes, mientras que los puntos rojos corresponden a *Bothrocophias microphthalmus*.